ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 70
6
ИЮНЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1985

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 70 (1985) № 6

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova-A. K. Skvortsov, H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrichivili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Э. Н. Липпа*, *Л. А. Привалова* и *Э. Г. Рабинович*

Сдано в набор 12.03.85. Подписано к печати 6.06.85. М-27899. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.48.
Усл. кр.-отт. 14.01. Уч. изд. л. 14.22. Тираж 2251. Тип. зак. 234.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Всесоюзное ботаническое общество, редколлегия и редакция «Ботанического журнала» сердечно поздравляют академика АРМЕНА ЛЕОНОВИЧА ТАХТАДЖЯНА с 75-летием со дня рождения и желают ему долгих лет жизни, здоровья и плодотворного труда на благо советской ботаники.

УДК 581.3

О. П. Камелина, О. Б. Проскурина

К ЭМБРИОЛОГИИ *STEGNOSPERMA HALIMIFOLIUM* (*STEGNOSPERMATACEAE*). РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ПОРЯДКЕ *CARYOPHYLLALES*

O. P. KAMELINA, O. B. PROSKURINA.
ON THE EMBRYOLOGY OF *STEGNOSPERMA HALIMIFOLIUM* (*STEGNOSPERMATACEAE*).
DISTRIBUTION OF THE EMBRYOLOGICAL FEATURES IN *CARYOPHYLLALES*

У ранее эмбриологически не исследованного вида *Stegnosperma halimifolium* прослежено развитие пыльцевых зерен на фоне соответствующих изменений в стенке пыльника. Тапетум секреторный, 2—4-ядерный, с орбикулами. Зрелые пыльцевые зерна 3-клеточные. В крассинуцеллятной амфитропной семяпочке археспорий одноклеточный, мегаспорогенез завершается образованием триады, реже — тетрады мегаспор, зародышевый мешок развивается по типу Polygonum. Сравниваются признаки, присущие роду *Stegnosperma*, с таковыми близких семейств порядка *Caryophyllales*. Обсуждаются распределение эмбриологических признаков в порядке и положение в нем сем. *Stegnospermataceae*.

До недавнего времени почти во всех филогенетических системах покрытосеменных род *Stegnosperma* входил в состав сем. *Phytolaccaceae* пор. *Caryophyllales*, за исключением систем T. Nakai (1942), который впервые выделил его в отдельное сем. *Stegnospermataceae*, и J. Hutchinson (1959), где это семейство помещено в порядок *Pittosporales*. Новые данные по морфологии цветка (Hofmann, 1973, 1977) и особенно по ультраструктуре пластид ситовидных элементов у *S. halimifolium* (Behnke, 1975, 1976a) позволили филогенетикам утвердить род *Stegnosperma* в ранге семейства. В последних вариантах филогенетических систем цветковых сем. *Stegnospermataceae* включено в порядок *Caryophyllales* (Dahlgren, 1980, 1983; Takhtajan, 1980; Cronquist, 1981) или *Chenopodiales* (Thorne, 1981, 1983). Однако окончательно родственные связи этого семейства еще не установлены, по ряду признаков оно сближается с *Phytolaccaceae* или с *Caryophyllaceae* и *Molluginaceae* (Ehrendorfer, 1976).

В связи с полным отсутствием эмбриологических данных по этому роду и семейству мы провели эмбриологическое исследование *S. halimifolium*, так как эмбриологические признаки не менее значимы, чем любые другие, и могут помочь при окончательном решении вопроса о месте этого рода в филогенетической системе покрытосеменных. На основании полученных при исследовании результатов была составлена эмбриологическая характеристика сем. *Stegnospermataceae*, вошедшая во 2-й том «Сравнительной эмбриологии цветковых растений» (Камелина, 1983б). В настоящей статье представлены более полно и с иллюстративным материалом процессы развития пыльцевого зерна, семяпочки и зародышевого мешка у этого вида.

Материал и методика

Stegnosperma halimifolium — стегносперма лебедолистная — небольшое дерево или кустарник с некрупными овальными очередными листьями и кистевидными соцветиями, состоящими из маленьких белых цветков. Цветок актиноморфный, 5-мерный, из 5 сросшихся в основании овальных чашелистиков,

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1985 г.

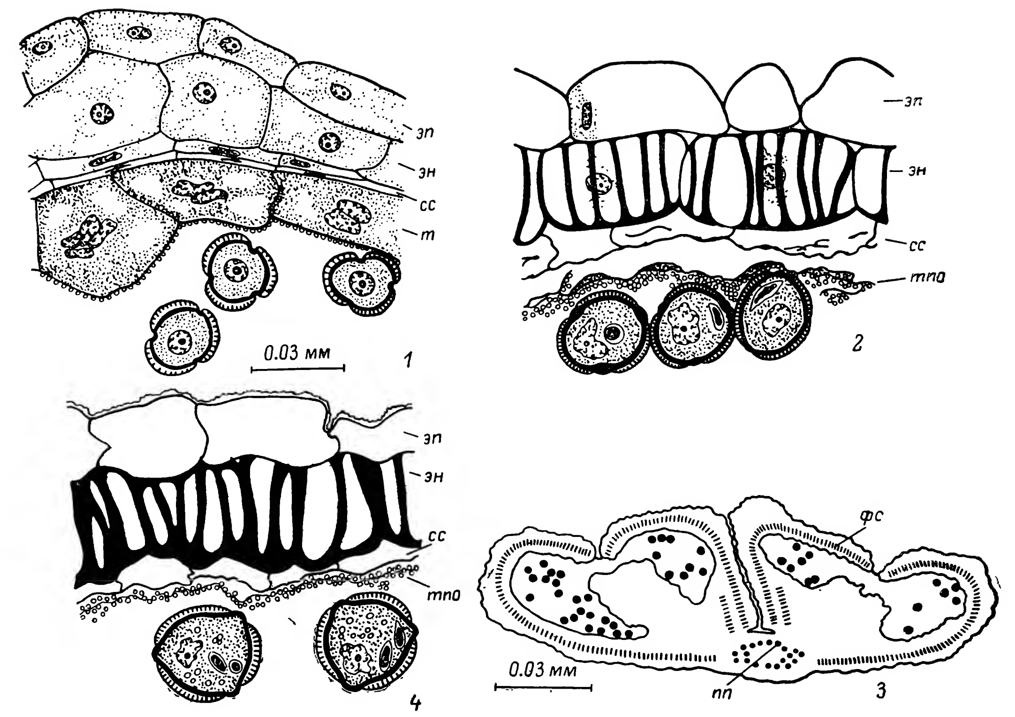


Рис. 1. Развитие пыльника в постмейотический период у *Stegnosperma halimifolium* (поперечные срезы).

1 — фрагмент пыльника на стадии одноядерных пыльцевых зерен, 2 — на стадии 2-клеточных пыльцевых зерен; 3 — схема этого пыльника, *штриховкой* показана топография фиброзного слоя; 4 — фрагмент созревающего пыльника с 3-клеточной пыльцой. *эп* — эпидерма, *эн* — эндотеций, *сс* — средний слой, *т* — тапетум, *тпо* — тапетальная пленка с орбикулами, *пп* — проводящий пучок, *фс* — фиброзный слой.

5 быстро опадающих широко-обратнояйцевидных лепестков, чередующихся с чашелистиками, 10 тычинок, сросшихся основанием на 5-гранном диске и супротивных лепесткам и чашелистикам, и с верхней 5-гнездной завязью с 5 сидячими рыльцами. Пыльники небольшие, прикрепленные к тычиночной нити подвижно в центре спинки, интрорзные; после вскрывания отрываются от нитей. Родина — юго-западные районы Северной Америки.

Материал собран P. Raven в Миссурийском ботаническом саду (Missuri Bot. Gard., Desert House, 8 sept. 1982, N 26 372) и прислан академику А. Л. Тахтаджяну, который любезно предоставил его нам для исследования. Материал обрабатывали по общепринятой методике. Микротомные срезы делали толщиной 8—15 мкм в зависимости от стадии развития. Окрашивали препараты кислым фуксином по Фёльгену с подкраской гематоксилином Эрлиха и алциановым синим. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования

Пыльник, пыльцевое зерно. К сожалению, в материале отсутствовали самые мелкие бутоны, и мы не смогли проследить формирование стенки пыльника и микроспорогенез. Пыльники у *S. halimifolium* 4-гнездные, раскрываются продольно. Гнезда объединены в 2 теки и перед самым вскрытием пыльника попарно сливаются в результате частичного и постепенного разрушения широкой перегородки между ними (рис. 1, *3*). Сформированная стенка пыльника состоит из эпидермы, эндотеция, 2 средних слоев и тапетума.

Тапетум клеточный секреторный, со стороны связника бывает чаще 2-слойным. На стадии микроспор, только что разобщившихся из тетрад, с которой нам удалось наблюдать развитие пыльника, тапетум представлен крупными клетками с густой, зернистой, вакуолизированной цитоплазмой и с 2—4 ядрами неправильной формы. Вся поверхность тапетальных клеток, обращенная внутрь гнезда, покрыта довольно крупными прозрачными орбикулами (рис. 1, *1*). Лизис клеток в тапетуме осуществляется постепенно: сначала бледнеют и исчезают его ядра, затем уменьшается количество цитоплазмы, но конфигурация клеток сохраняется еще некоторое время за счет оставшихся стенок с орбикулами, а со стадии 2-клеточной пыльцы, когда генеративная клетка находится уже внутри вегетативной у ее ядра, от тапетума остаются лишь отдельные сгустки цитоплазмы и пленка с многочисленными орбикулами (рис. 1, *2*), которая наблюдается и в зрелом пыльнике (рис. 1, *4*).

В стенке пыльника образуется 2 средних слоя. Внутренний, примыкающий к тапетуму слой резорбируется еще до деления ядра в пыльцевом зерне, а наружный сохраняется до момента деления генеративной клетки (рис. 1, *4*), и только в зрелом пыльнике в большинстве случаев он не наблюдается.

Эндотеций уже на стадии одноядерной невакуолизированной пыльцы представлен крупными клетками с небольшим ядром и довольно густой цитоплазмой (рис. 1, *1*). Со стадии 2-клеточной пыльцы в клетках эндотеция появляются фиброзные утолщения, а количество цитоплазмы значительно уменьшается (рис. 1, *2*). В созревающем и зрелом пыльниках клетки эндотеция крупные, с утолщенными стенками и массивными фиброзными поясками, почти без содержимого (рис. 1, *4*). Фиброзный слой окружает каждую теку по периферии (рис. 1, *3*).

Эпидерма представлена довольно крупными клетками, которые по мере созревания еще больше увеличиваются, становятся зубчатыми и покрываются тонкой кутикулой (рис. 1, *1—4*). В клетках эндотеция, средних слоев и перегородки между гнездами на ранних стадиях имеется крахмал, который с момента деления генеративной клетки исчезает.

Стенка зрелого пыльника состоит из эпидермы и фиброзного эндотеция, иногда сохраняются остатки клеток среднего слоя, а под ними — тапетальная пленка с многочисленными орбикулами (рис. 1, *4*).

После разобщения из тетрады микроспора содержит довольно плотную цитоплазму и округлое ядро в центре клетки (рис. 2, *1*). Постепенно в цитоплазме появляются вакуоли, которые, сливаясь, образуют одну крупную, смещающую ядро в пристенное положение (рис. 2, *2*). Здесь ядро пыльцевого зерна делится, в результате чего образуются линзовидная генеративная клетка и крупная, вакуолизированная вегетативная (рис. 2, *3*). Ядра их почти одинаковой величины, с крупными ядрышками и густой сетью хроматина. Постепенно вакуоль в вегетативной клетке уменьшается, в цитоплазме появляются отдельные зерна крахмала. Генеративная клетка перемещается внутрь вегетативной, становится овально-удлиненной с заостренным кончиком. Ядро ее приобретает форму клетки, нити хроматина в нем густо переплетены, ядрышко заметно уменьшается. В вегетативной клетке вакуоль исчезает, ядро становится лопастным, а цитоплазма плотной, в ней начинают накапливаться белки и липиды (рис. 2, *4*). Спермиогенез осуществляется в пыльниках. После деления генеративной клетки образуются два овальных, с крупными ядрами и ядрышками, с хорошо различимой цитоплазмой спермия (рис. 1, *4*), которые по мере созревания пыльцевого зерна заметно изменяются. Цитоплазма их почти полностью резорбируется и при оптической микроскопии не видна, ядра приобретают каплевидную форму, ядрышко неразличимо. Хроматиновые нити локализуются в расширенной части ядра спермия, в результате чего она окрашивается более интенсивно, а вытянутые кончики выглядят светлее (рис. 2, *5*). Зрелые пыльцевые зерна одиночные, довольно крупные, 3-клеточные. Ядро вегетативной клетки неправильной формы, цитоплазма пыльцевого зерна заполнена запасным белком и липидами.

Семяпочка, зародышевый мешок. Завязь 5-гнездная. В каждом гнезде развивается по одной базально прикрепленной семяпочке. Семяпочка амфитропная, изгибание ее начинается рано, еще до мейоза, и завершается к моменту созревания зародышевого мешка (рис. 3, *9*). Семяпочка крассинуцеллятная, с двумя интегументами. Интегументы тонкие, 3-слойный наружный и 2-слойный внутренний, утолщающийся в области микропиле до 4 слоев клеток. В увеличивающихся клетках эпидермы наружного интегумента и клетках внутреннего слоя внутреннего интегумента накапливается

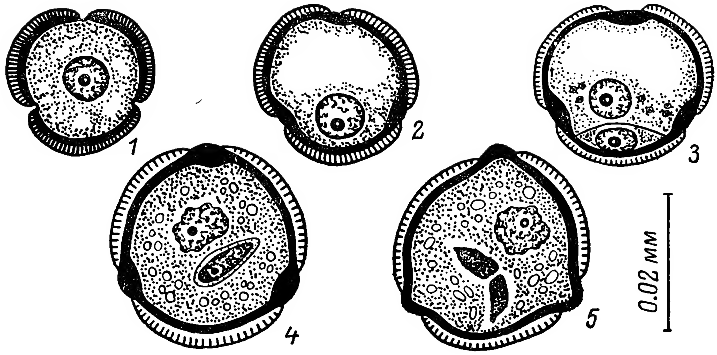


Рис. 2. Развитие пыльцевого зерна у *Stegnosperma halimifolium*.

1, *2* — одноядерное пыльцевое зерно; *3*, *4* — 2-клеточное пыльцевое зерно; *5* — зрелое 3-клеточное пыльцевое зерно.

танин (рис. 3, *9а*). Между интегументами в халазальной части семяпочки образуется воздушный промежуток (рис. 3, *5а*, *9*). Микропиле направлено вниз, формируется только внутренним интегументом, края которого смыкаются с началом развития зародышевого мешка, вырастают за пределы наружного интегумента и изгибаются в сторону, противоположную от фуникулуса (рис. 3, *5а*, *9*). Клетки наружной эпидермы внутреннего интегумента в районе микропиле вытягиваются и разрастаются; поверхность эпидермы становится волнистой. Халаза массивная, в ней и в наружном интегументе выделяются группы клеток, в которых накапливаются кристаллы оксалата кальция. Фуникулус широкий, с характерным выступом в основании семяпочки, который после оплодотворения разрастается и формирует ариллус (рис. 3, *9*). Имеется плацентарный обтуратор, представленный вытянутыми сосочковидными клетками. Проводящая система в семяпочке хорошо развита. Массивный проводящий пучок с сосудистыми элементами по фуникулусу заходит в халазу, достигая гипостазы, далее по нуцеллусу к зародышевому мешку дифференцируется прокамбиальный тяж, состоящий из 4 слоев тонкостенных вытянутых клеток с более густой цитоплазмой, чем в остальных клетках нуцеллуса. Нуцеллус изогнутый, мощно развит. В нем очень четко различается нуцеллярный колпачок, образовавшийся еще до мейоза в результате периклинальных делений эпидермы нуцеллуса и состоящий из 3—4 слоев клеток, которые в микропилярной части сильно вытягиваются (рис. 3, *1*, *2*, *10*). Под нуцеллярным колпачком на ранних стадиях различается 2—3-слойная париетальная ткань, которая в процессе развития и роста зародышевого мешка, начиная с его 4-ядерной стадии, дезинтегрирует (рис. 3, *1*, *2*, *4—6*, *10*). Наиболее массивной является базальная, расположенная под зародышевым мешком часть нуцеллуса (рис. 3, *9*). В ее клетках вначале вдоль прокамбиального тяжа, а затем и в периферийных слоях накапливаются зерна крахмала. Гипостаза, расположенная в основании нуцеллуса, до оплодотворения представлена более мелкими, чем у нуцеллуса, клетками с плотной цитоплазмой. После оплодотворения клетки ее увеличиваются, становятся толстостенными, заполняются танинами.

Археспорий у этого вида одноклеточный, закладывается в субэпидерме нуцеллуса и претерпевает периклинальное деление, в результате которого образуются первичная париетальная клетка, формирующая до 3 слоев париетальной ткани, и спорогенная, превращающаяся в мегаспороцит. К началу мейоза мегаспороцит — это довольно крупная клетка с большим ядром в микропилярной части, с гомогенной цитоплазмой и мелкими вакуолями; в оболочке неравномерно откладывается каллоза (рис. 3, *1*). В результате мейоза возникает диада клеток (рис. 3, *2*), а затем тетрада мегаспор, однако чаще образуется триада, когда микропилярная клетка диады не завершает деления (рис. 3, *3*). Халазальная мегаспора становится материнской клеткой зародышевого мешка, остальные довольно быстро дегенерируют.

Зародышевый мешок развивается по типу Polygonum. В одноядерном зародышевом мешке ядро располагается в верхней части клетки, под ним — небольшая вакуоль. После первого митоза ядра расходятся по полюсам, между ними появляется крупная вакуоль, а халазальная вакуоль уменьшается (рис. 3, *4*). Второй митоз приводит к образованию 4-ядерного зародышевого мешка, который по размерам незначительно отличается от 2-ядерного (рис. 3, *5*). В результате третьего митотического деления ядер зародышевый мешок становится 8-ядерным, в нем четверки ядер располагаются по полюсам. После клеткообразования начинаются дифференциация элементов и рост зародышевого мешка. В сформированном зародышевом мешке четко различаются яйцевой аппарат, состоящий из грушевидной яйцеклетки, ядро которой находится в апикальной, а вакуоль — в базальной части клетки, и двух овальных рядом расположенных синергид с ядрами в центре и вакуолями в апикальной части клеток; антиподы — 3 округлые, вакуолизированные клетки, ядра их на этой стадии по величине не отличаются от ядер клеток яйцевого аппарата; центральная клетка с 2 полярными ядрами в тонких тяжах цитоплазмы с крупными вакуолями, заполняющими основной объем клетки (рис. 3, *6*). Объединение полярных ядер происходит в центре зародышевого мешка (рис. 3, *7*, *8*), к моменту оплодотворения ядро центральной клетки перемещается к яйцевому аппарату (рис. 3, *10*). Антиподы эфемерны, полностью дегенерируют (рис. 3, *8*) и в зрелом зародышевом мешке уже не наблюдаются (рис. 3, *9*). Синергиды теряют округлую форму, в них появляется нитчатый аппарат, ядра их заметно изменяются и уменьшаются (рис. 3, *8*, *9*). Довольно часто наблюдаются зародышевые мешки с латеральным расположением яйцевого аппарата и соответствующей поляризацией клеток (рис. 3, *10*). Зрелый зародышевый мешок 4-клеточный и 4-ядерный. В процессе его созревания почти или полностью расходуется париетальная ткань и в микропилярной части зародышевый мешок примыкает к нуцеллярному колпачку (рис. 3, *9*, *10*). Халазальный конец зародышевого мешка узкий и длинный, граничит с прокамбиальным тяжем нуцеллуса. В цитоплазме яйцеклетки и центральной клетки отмечено наличие липидов.

Оплодотворение порогамное, двойное. После него халазальный конец зародышевого мешка еще более удлиняется и изгибается, врастая в нуцеллус. Деление первичного ядра эндосперма опережает деление зиготы. Эндосперм нуклеарный. Отсутствие материала не позволило проследить эндоспермо- и эмбриогенез у этого вида. По данным Е. Corner (1976), в зрелом семени *Stegnosperma* присутствует перисперм с крахмалом.

Обсуждение результатов

Проведенное нами исследование дает возможность сопоставить отдельные эмбриологические признаки сем. *Stegnospermataceae* с таковыми семейств, с которыми его сравнивают по ряду других признаков (Behnke, 1976a; Hofmann, 1977; Thorne, 1983), а именно с *Phytolaccaceae* и *Caryophyllaceae*.

Строение стенки пыльника, наличие крупных орбикул и продолжительно существующий тапетум сближают род *Stegnosperma* с представителями сем. *Caryophyllaceae*. Однако структура и форма пыльцевых зерен у *Stegnosperma* более сходны с таковыми у видов сем. *Phytolaccaceae*, хотя в строении спородермы отмечены существенные различия (Skvarla, Nowicke, 1976). Вместе с тем такие характерные для *Stegnosperma* признаки, как 2-слойный со стороны связника тапетум, длительно существующий наружный средний слой и каплевидные с сильно редуцированной цитоплазмой спермии в зрелом пыльцевом зерне, не присущи видам *Phytolaccaceae* и *Caryophyllaceae*.

В строении и типе семяпочки, ее положении в завязи (базально прикрепленная на широком с выступом фуникулусе) у рода *Stegnosperma* больше сходных черт с родом *Phytolacca*. Однако немногослойные нуцеллярный колпачок и париетальная ткань, которые и у *Phytolaccaceae*, и у *Caryophyllaceae* более массивны, отличают род *Stegnosperma* от изученных родов обоих семейств, равно как и изогнутый эндостом. Это же относится и к археспорию, который у *Stegnosperma* одноклеточный, а у *Phytolaccaceae* и *Caryophyllaceae* — от 1—2- до многоклеточного. В развитии зародышевого мешка сходство с представителями сем. *Caryophyllaceae* проявляется в эфемерности антипод и соответ-

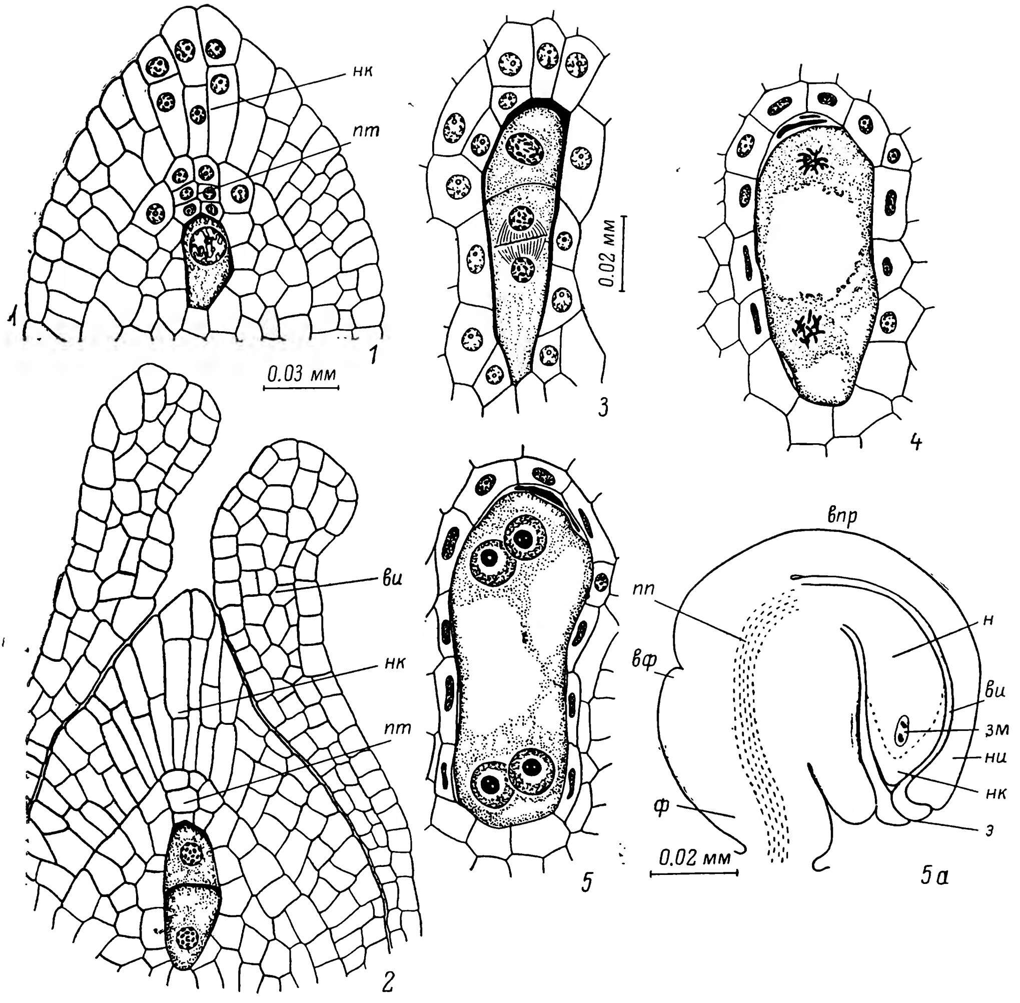


Рис. 3. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Stegnosperma halimifolium*.

1 — микропилярная часть нуцеллуса с мегаспороцитом; *2* — диада; *3* — образования триады; *4* — митоз в 2-ядерном зародышевом мешке; *5* — 4-ядерный зародышевый мешок; *5а* — схема семяпочки на этой стадии; *6* — сформированный 8-ядерный зародышевый мешок; *7* — слияние полярных ядер; *8* — зародышевый мешок с дегенерирующими антиподами; *9* — схема семяпочки перед оплодотворением; *9а* — фрагмент этой семяпочки: интегументы и нуцеллус; *10* — микропилярная часть нуцеллуса и зрелого зародышевого мешка с латеральным расположением яйцевого аппарата; *нк* — нуцеллярный колпачок, *пт* — париетальная ткань, *ви* — внутренний интегумент, *пп* — проводящий пучок, *вф* — выступ фуникулуса, *ф* — фуникулус, *впр* — воздушный промежуток, *н* — нуцеллус, *зм* — зародышевый мешок, *ни* — наружный интегумент, *э* — эндостом, *пло* — плацентарный обтуратор, *прт* — прокамбиальный тяж, *г* — гипостаза.

ственно — в строении зрелого зародышевого мешка (он 4-ядерный и 4-клеточный). Однако у *Stegnosperma* синергиды с нитчатым аппаратом и не становятся гаусториями, в центральной клетке зародышевого мешка обнаружены липиды, а не крахмал, характерный для видов *Caryophyllaceae* и *Phytolaccaceae*, за исключением *Gisekia pharnaceoides*, у которой он отсутствует (Joshi, Rao, 1936). Нуклеарный эндосперм, наличие перисперма в зрелом семени и изогнутый зародыш — признаки, общие для всех этих трех семейств.

Таким образом, род *Stegnosperma* по ряду эмбриологических признаков отличается и от родов сем. *Phytolaccaceae*, и от родов сем. *Caryophyllaceae*, что подтверждает целесообразность выделения его в отдельное семейство.

Порядок *Caryophyllales*, объединяющий 14 семейств центросеменных, в том числе и сем. *Stegnospermataceae*, обладает уникальным набором эмбриологических признаков, что неоднократно отмечалось в литературе (Rocén, 1927; Schnarf, 1931; Eckardt, 1976; Поддубная-Арнольди, 1982). Более подробный анализ и сопоставление этих признаков в семействах порядка, каждое из которых наряду с общими сохраняет и свои индивидуальные черты, стали воз-

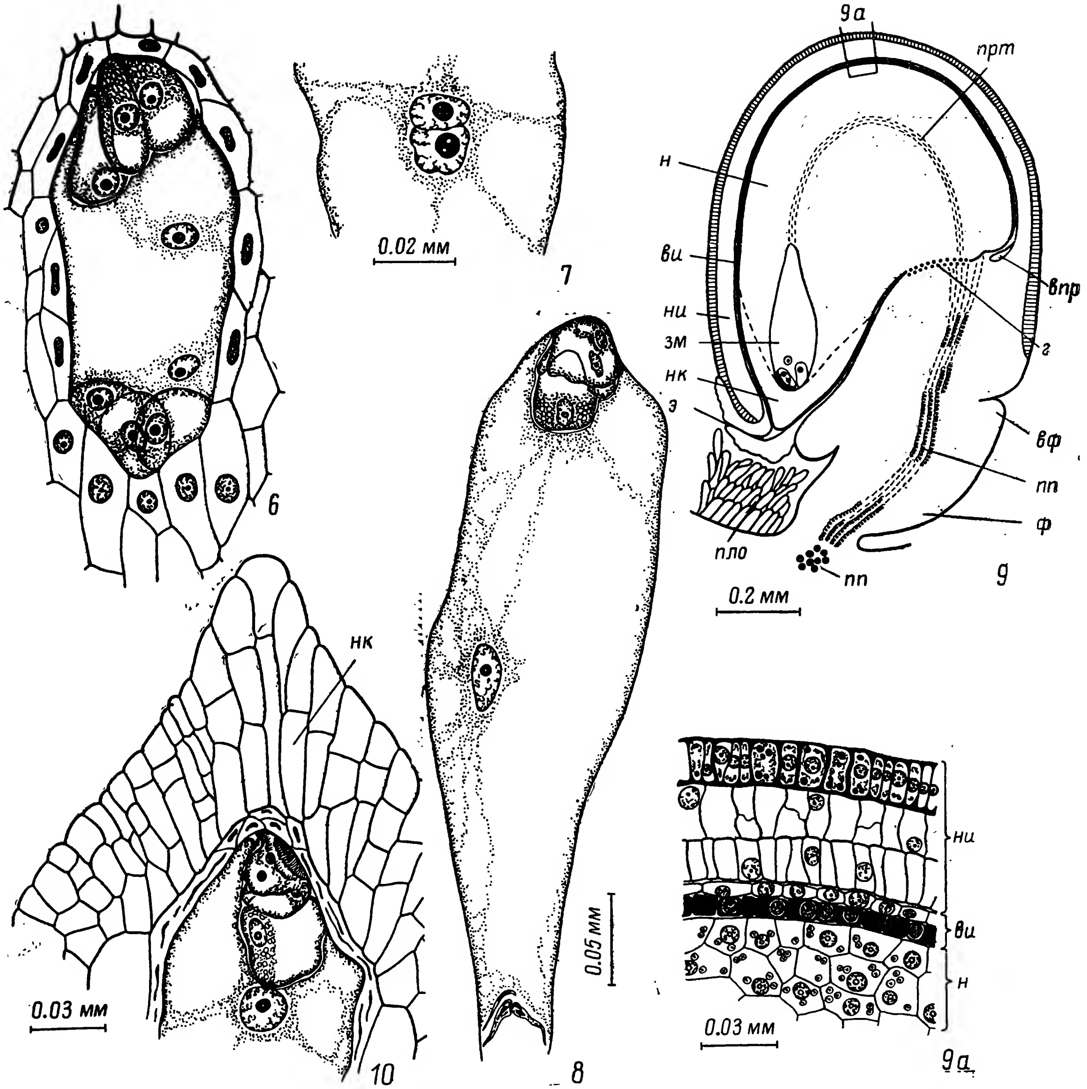


Рис. 3 *(продолжение).*

можными благодаря выходу в свет 2-го тома «Сравнительной эмбриологии цветковых растений» (1983), куда вошли их эмбриологические характеристики, составленные на основании обобщения обширного литературного материала и в большинстве случаев дополненные оригинальными данными авторов (Анисимова; Батыгина; Ильина, Поддубная-Арнольди; Камелина; Конычева, Кадырова; Наумова; Савина; Турсунов, Матюнина, и др.).

Основные эмбриологические признаки в порядке *Caryophyllales* распределены следующим образом. Семейства *Hectorellaceae* и *Achatocarpaceae* эмбриологически не изучены, известны лишь тип семяпочки (кампилотропный) и структура зрелого семени (с изогнутым зародышем и периспермом) (Тахтаджян, 1966), поэтому в дальнейшем при перечне признаков мы их не упоминаем.

По такому важному в систематическом отношении признаку, как тип формирования и структура стенки пыльника, в порядке выделяются 2 группы семейств. Формирование стенки пыльника осуществляется по типу однодольных, что коррелирует с 4-слойной сформированной стенкой, представленной эпидермой, эндотецием, средним слоем и тапетумом (*Phytolaccaceae*, *Portulacaceae*, *Basellaceae*, *Molluginaceae*, *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae* и, очевидно, *Cactaceae*, *Didiereaceae* и бóльшая часть *Aizoaceae*, у которых тип развития стенки пыльника не определен, но она 4-слойная), или по основному типу

(*Nyctaginaceae*, *Sesuvium portulacastrum* (*Aizoaceae*), *Caryophyllaceae* и, очевидно, *Stegnospermataceae*). В этих семействах сформированная стенка пыльника состоит из 5 слоев: эпидермы, эндотеция, двух средних слоев и тапетума. Для всех семейств характерна эфемерность среднего слоя (или двух слоев), исключением является *Stegnosperma halimifolium*, у которой средний слой, примыкающий к эндотецию, разрушается лишь к моменту созревания пыльника. Тапетум у всех семейств клеточный секреторный, однослойный (у *Stegnosperma* он нерегулярно-двуслойный), 2—4-, иногда многоядерный, с орбикулами. В эндотеции образуются фиброзные утолщения. Стенка зрелого пыльника состоит из эпидермы и фиброзного эндотеция. Микроспорогенез у представителей всех семейств этого порядка протекает сходно. Тетрады микроспор изобилатеральные и тетраэдральные, образуются по симультанному типу (у *Stegnosperma* этот признак не изучен). Зрелые пыльцевые зерна одиночные и в основном 3-клеточные. Только у некоторых видов *Cactaceae*, *Portulacaceae*, *Amaranthaceae* и у большинства *Nyctaginaceae* они 2-клеточные.

Семяпочка у большинства изученных видов порядка кампилотропного или амфитропного типов, с их орто- и анавариациями. У отдельных представителей *Molluginaceae* и *Chenopodiaceae* наряду с этим встречается анатропный тип, а *Cactaceae* и *Amaranthaceae* —цирцинотропный. Семяпочки с 2 тонкими (2—3-слойными) интегументами, между которыми обычно имеется воздушный промежуток; исключением являются роды *Abronia* и *Boerhaavia* (*Nyctaginaceae*), семяпочки которых с одним 5—6-слойным интегументом. Микропиле, как правило, образовано внутренним интегументом, который имеет равную длину с наружным или он более длинный, выступающий и образующий оперкулум. Отмечено наличие фуникулярного или плацентарного обтураторов, хорошо выраженной гипостазы и подходящего к ней из фуникулуса проводящего пучка. Семяпочки крассинуцеллятные, с изогнутым нуцеллусом, характерной чертой которого является наличие в той или иной степени развитых нуцеллярного колпачка эпидермального происхождения и париетальной ткани. Археспорий одноклеточный у большинства семейств порядка; 2-клеточный встречается у некоторых *Cactaceae* и *Basellaceae*, из двух или нескольких клеток — у отдельных *Phytolaccaceae*, *Aizoaceae*, *Caryophyllaceae* и *Amaranthaceae*, многоклеточный у видов *Chenopodiaceae*. Мегаспорогенез завершается образованием линейной или Т-образной тетрады мегаспор, иногда — триады (*Phytolaccaceae*, *Aizoaceae*, *Cactaceae*, *Basellaceae*, *Stegnospermataceae*).

Зародышевый мешок моноспорический, развивается по Polygonum-типу, 7-клеточный, 8-ядерный. Только в семействах *Aizoaceae* и *Cactaceae* отмечены случаи развития биспорического и тетраспорического зародышевых мешков. Всем семействам свойственны дифференцированный яйцевой аппарат, эфемерные антиподы, порогамия и двойное оплодотворение. Эндосперм нуклеарный, в большинстве случаев становится клеточным, скудный в зрелом семени. Наличие разнообразных по форме эндоспермальных гаусторий отмечено в семействах *Aizoaceae*, *Portulacaceae* и особенно *Caryophyllaceae*. Основной запасающей тканью в семени является перисперм, содержащий запасной крахмал. Только в сем. *Didiereaceae* он отсутствует (Corner, 1976).

Эмбриогенез соответствует Caryophyllad-типу (*Phytolaccaceae*, *Portulacaceae*, *Molluginaceae* и *Caryophyllaceae*), Chenopodiad-типу (*Phytolaccaceae*, *Basellaceae*, *Didiereaceae*, *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae*) или Solanad-типу (*Aizoaceae*, *Portulacaceae*, *Molluginaceae* и *Amaranthaceae*). В сем. *Stegnospermataceae* эмбриогенез не исследован. Род *Oxybaphus* (*Nyctaginaceae*) отличается развитием зародыша по типу Asterad, а сем. *Cactaceae* — по типу позднодифференцирующихся зародышей (Наумова, 1983а), хотя по приведенным в работе рисункам можно предположить здесь Chenopodiad-тип. Определение типа эмбриогенеза у *Phytolacca decandra* D. Johansen (1950), по данным J. Lewis (1905), как Myosurus-вариация Onagrad-типа требует уточнения, так как в этом же роде отмечен Caryophyllad-тип (Kajale, 1954).

Зрелые зародыши дифференцированные, изогнутые, с двумя иногда спирально закрученными семядолями, расположены по периферии семени, в центре которого находится перисперм. Исключение составляют род *Claytonia* (*Portulacaceae*) с одной редуцированной семядолей, роды *Astrophytum*, *Mammilaria* и *Cereus* (*Cactaceae*) с сильно редуцированными семядолями, а также роды *Petiveria* и *Monococcus*, у которых зародыш с согнутыми семядолями расположен в центре семени и окружен периспермом.

Широко распространена в порядке полиэмбриония (*Phytolaccaceae*, *Nyctaginaceae*, *Portulacaceae*, *Caryophyllaceae*, *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae* и особенно *Cactaceae*).

Таким образом, по большому набору эмбриологических признаков семейства порядка *Caryophyllales* довольно однородны, что подтверждает естественность этого таксона. Эмбриологические признаки сем. *Stegnospermataceae* полностью совпадают с основным спектром признаков центросеменных, так что включение его в этот порядок вполне закономерно.

Не вписываются в общий спектр эмбриологических признаков порядка некоторые роды сем. *Nyctaginaceae* (*Abronia* и *Boerhaavia*, у которых семяпочка с одним интегументом, и *Oxybaphus* — с эмбриогенезом Asterad-типа), что дает основание для пересмотра их положения. По ряду признаков несколько особняком стоит сем. *Cactaceae* (цирцинотропная семяпочка, наличие би- и тетраспорического зародышевых мешков, зародышей с редуцированными семядолями, широко распространенная нуцеллярная эмбриония), что говорит о несбалансированности признаков внутри семейства и, возможно, о его филогенетической молодости по сравнению с остальными семействами порядка. Это же, очевидно, можно сказать и о роде *Delosperma* (*Aizoaceae*), для которого характерно наличие 5 типов развития зародышевого мешка и апоспория. Сем. *Didiereaceae* отличается отсутствием перисперма в семени.

Говоря о положении рода *Stegnosperma* в порядке, следует отметить, что он по многим признакам отличается от сем. *Phytolaccaceae*, в состав которого ранее включался, и сближается с *Caryophyllaceae*: это морфология цветка (Hofmann, 1977), структура пластид ситовидных элементов (Behnke, 1975, 1976a) и некоторые эмбриологические признаки, перечисленные выше. В то же время этот род обладает и таким набором признаков, которые не позволяют включать его в состав сем. *Caryophyllaceae* и сближают с *Phytolaccaceae*: это листорасположение, тип соцветия, морфология пыльцевых зерен, наличие ариллуса, ряд эмбриологических признаков. Кроме общих, роду присущи индивидуальные признаки, отличающие его от обоих семейств: анатомия древесины (Bedell, 1980), структура спородермы, эмбриологические признаки. Все это подтверждает самостоятельность рода *Stegnosperma*, который вполне заслуживает ранга семейства. Размещение сем. *Stegnospermataceae* в порядке *Caryophyllales* в конце подпорядка *Phytolaccinae*, а не в *Caryophyllinae*, но в непосредственной близости от *Caryophyllaceae* (Takhtajan, 1980) совершенно справедливо и потому, что, несмотря на довольно большой набор сходных признаков с последним, в сем. *Stegnospermataceae*, как и в остальных семействах подпорядка, обнаружены беталанины, а не антоцианины, характерные только для семейств подпорядка *Caryophyllinae* (Mabry, 1976; Behnke, 1976b).

ЛИТЕРАТУРА

Анисимова Г. М. Семейство *Nyctaginaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*. Л.: Наука, 1983, с. 13—16. — *Батыгина Т. Б.* Семейство *Portulacaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*. Л.: Наука, 1983, с. 26—32. — *Ильина Г. М.*, *Поддубная-Арнольди В. А.* Семейство *Aizoaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*. Л.: Наука, 1983, с. 16—19. — *Камелина О. П.* Семейство *Phytolaccaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*. Л.: Наука, 1983а, с. 7—13. — *Камелина О. П.* Семейство *Stegnospermataceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*. Л.: Наука, 1983б, с. 36, 284, 285. — *Конычева В. И.*, *Кадырова Р. У.* Семейство *Chenopodiaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*. Л.: Наука, 1983, с. 49—53. — *Наумова Т. Н.* Семейство *Cactaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*. Л.: Наука, 1983а, с. 19—26. — *Наумова Т. Н.* Семейство *Basellaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*. Л.: Наука, 1983б, с. 32—34. — *Наумова Т. Н.* Семейство *Didiereaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*. Л.: Наука, 1983в, с. 34—36. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с. — *Савина Г. И.* Семейство *Achatocarpaceae*. — В кн.:

Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae.* Л.: Наука, 1983а, с. 13. — *Савина Г. И.* Семейство *Molluginaceae.* — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae.* Л.: Наука, 1983б, с. 36—39. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Турсунов Д. Ю., Матюнина Т. Е.* Семейство *Caryophyllaceae.* — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae.* Л.: Наука, 1983, с. 39—47. — *Bedell H. G.* A taxonomic and morphological re-evaluation of *Stegnospermataceae* (*Caryophyllales*). — Syst. Bot., 1980, vol. 5, N 3, p. 419—431. — *Behnke H.-D.* Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Theligonum* und *Rubiaceae*: Feinbau der Siebelement-Plastiden und Anmerkungen zur Struktur der Pollenexine. — Plant Syst. Evol., 1975, vol. 123, N 3, p. 317—326. — *Behnke H.-D.* Ultrastructure of sieve-element plastids in *Caryophyllales* (*Centrospermae*), evidence for the delimitation and classification of the order. — Plant Syst. Evol., 1976a, vol. 126, N 1, p. 31—54. — *Behnke H.-D.* A tabulated survey of some characters of systematic importance in centrospermous families. — Plant Syst. Evol., 1976b, vol. 126, N 1, p. 95—98. — *Corner E. J. H.* The seeds of dicotyledons. Cambridge etc., 1976, vol. 1. 311 p. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. — N. Y. Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p. — *Dahlgren R. M. T.* A revised system of classification of the angiosperms. — Bot. J. Linn. Soc., 1980, vol. 80, N 2, p. 91—124. — *Dahlgren R. M. T.* General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. — Nord. J. Bot., 1983, vol. 3, N 1, p. 119—149. — *Eckardt Th.* Classical morphological features of centrospermous families. — Plant Syst. Evol., 1976, vol. 126, N 1, p. 5—25. — *Ehrendorfer F.* Closing remarks: Systematics and evolution of centrospermous families. — Plant Syst. Evol., 1976, vol. 126, N 1, p. 99—106. — *Hofmann U.* Morphologische Untersuchungen zur Umgrenzung und Gliederung der Aizoaceen. — Bot. Jahrb. Syst., 1973, vol. 93, p. 247—324. — *Hofmann U.* Die Stellung von *Stegnosperma* innerhalb der Centrospermen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1977, Bd 90, N 1/2, S. 39—52. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. 2nd ed. Oxford: Clarendon Press, 1959, vol. 1. 510 p. — *Johansen D. A.* Plant embryology. Waltham, Mass., 1950. 305 p. — *Joshi A. C., Rao V. R.* The embryology of *Gisekia pharnaceoides* L. — Proc. Ind. Acad. Sci., Sect. B, 1936, vol. 3, N 1, p. 71—92. — *Kajale L. B.* A contribution to the embryology of the *Phytolaccaceae.* 2. Fertilization and the development of embryo, seed and fruit in *Rivina humilis* and *Phytolacca dioica.* — J. Ind. Bot. Soc., 1954, vol. 3, N 3, p. 206—225. — *Lewis J. F.* Notes on the development of *Phytolacca decandra* L. — J. Hopkins Univ. Circ., 1905, vol. 178, p. 34—42. — *Mabry T. J.* Pigment dichotomy and DNA—RNA hybridization data for centrospermous families. — Plant Syst. Evol., 1976, vol. 126, N 1, p. 79—94. — *Nakai T.* Notulae ad plantes Asiae orientalis. — J. Jap. Bot., 1942, vol. 18, N 3, p. 91—120. — *Rocén T.* Zur Embryologie der Centrospermen. Diss. Upsala, 1927. 184 p. — *Schnarf K.* Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1931. 354 S. — *Skvarla J. J., Nowicke J. W.* Ultrastructure of pollen exine in the centrospermous families. — Plant Syst. Evol., 1976, vol. 126, N 1, p. 55—78. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — *Thorne R. F.* Phytochemistry and angiosperm phylogeny: a summary statement. — In: Phytochemistry and angiosperm phylogeny / Ed. by Young D. A., Seigler D. S. N. Y.: Praeger Scientific, 1981, p. 233—295. — *Thorne R. F.* Proposed new realignments in the angiosperms. — Nord. J. Bot., 1983, vol. 3, N 1, p. 85—117.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 X 1984.

SUMMARY

The anthers in *Stegnosperma halimifolium* are 4-locullate; the formed anther wall consist. of epidermis, endothecium, 2 middle layers and tapetum. Tapetum is secretory, usually 2-layered at the side of connective, and with orbicules. Mature pollen grains are three-celled. The ovule is amphitropous, bitegmic, crassinucellate. Archesporium is one-celled. The embryo sac is of the *Polygonum* type. Antipodols are ephemeral. The mature embryo sac is 4-nucleate, 4-celled. The endosperm is nuclear. The family *Stegnospermataceae*, which had earlier been related to the families *Phytolaccaceae* and *Caryophyllaceae*, differs from them by a number of embryological characters, which proves its self-dependence. The analysis of embryological characters in the order *Caryophyllales* is indicative of the naturality of this taxon. In the light of new data, the position of the family *Stegnospermataceae* in the order, as determined in the Takhtajan's system (1980), is most substantiated.

УДК 005 : 581.524.44 : 582.632.1 (470.21/.25)

В. И. Василевич

КЛАССИФИКАЦИЯ СЕРООЛЬШАТНИКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РСФСР

V. I. VASILEVICH. CLASSIFICATION OF GREY ALDER FORESTS IN THE NORTH-WEST OF THE EUROPAEAN PART OF THE RSFSR

На основании обработки 150 описаний сероольшатников на территории Ленинградской, Псковской и Новгородской областей выделены 13 растительных ассоциаций, относящихся к 5 группам. При выделении ассоциаций был применен метод последовательного использования доминантов, когда они с широкой фитоценотической амплитудой рассматриваются в качестве диагностических видов ассоциаций лишь при отсутствии доминантов с узкой амплитудой. Дана флористическая характеристика выделенных растительных ассоциаций.

Леса с доминированием в древесном ярусе ольхи серой *Alnus incana* занимают в настоящее время большие площади на территории Белоруссии и северо-запада европейской части СССР. Эти леса большей частью вторичные и возникли на месте заброшенных лугов и пашен. Несмотря на их широкое распространение, они сравнительно мало привлекали к себе внимание геоботаников. Существует лишь очень небольшое число работ, в которых более или менее подробно описаны типы сероольховых лесов.

Данная работа написана по материалам, собранным сотрудниками Северо-западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР на территории Ленинградской, Псковской и Новгородской областей в течение 1977—1982 гг. Кроме автора, в сборе материалов активное участие принимали С. Г. Самбук, Т. В. Бибикова, И. О. Бузунова, которым я хочу выразить искреннюю благодарность. В работе анализируются 150 описаний сероольшатников.

В этой совокупности описаний имеется довольно большое число видов с высоким постоянством: *Rubus idaeus*, *Urtica dioica*, *Angelica sylvestris*, *Deschampsia caespitosa*, *Crepis paludosa*, *Equisetum sylvaticum*, *E. pratense*, *Dryopteris carthusiana*, *Stellaria nemorum*, *S. holostea*, *Lysimachia vulgaris*, *Geum urbanum*, *Anthriscus sylvestris*, *Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina*, *Solidago virgaurea*, *Galeopsis bifida*, *Paris quadrifolia*, *Fragaria vesca*, *Moehringia trinervia*, *Veronica chamaedrys*. Это свидетельствует о высокой общности флоры всех сероольшатников.

Выделение растительных ассоциаций внутри такой флористически довольно однородной совокупности — дело, достаточно сложное. А. А. Ниценко (1972) использовал для этой цели строго доминантный принцип и получил в результате для всей территории европейской части СССР 202 ассоциации. Нужно учитывать, что Ниценко рассматривал растительную ассоциацию как элементарную единицу классификации растительности, все фитоценозы которой сходны по очень большому числу признаков. Основными единицами классификации растительности, в его представлении, являются группы ассоциаций, которых он выделил всего 11.

Использование для классификации сероольшатников эколого-ценотических или каких-то индикаторных групп видов также приводит к серьезным затруднениям. Хотя сероольшатники имеют достаточно большую амплитуду по градиенту влажности почвы, выделить группы видов, характеризующие сухие и сырые сероольшатники, довольно трудно. Как известно, ольха серая обогащает почву азотом в результате деятельности клубеньковых бактерий, имеющихся на ее корнях (Работнов, 1938). Содержание азота в почве сероольшатников в 1.2—1.4 раза выше, чем в почве соответствующих типов ельников (Кашлев, 1963). Обогащение почвы азотом приводит к мезофитизации растительных сообществ как в более сухих, так и в сырых местообитаниях (Работнов, 1979), вследствие чего виды влажных местообитаний встречаются почти во всех сероольшатниках, что делает градиент влажности очень расплывчатым и неопределенным, а в связи с обогащением почвы азотом сильно сужается диапазон богатства почвы под сероольшатниками.

Вначале были выделены 4 эколого-ценотические группы видов, с помощью которых мы попытались разделить ассоциации сероольшатников.

1. Неморальные виды: *Galeobdolon luteum*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Hepatica nobilis*, *Mercurialis perennis*, *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus cassubicus*.

2. Виды сырых лесов: *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Impatiens noli-tangere*, *Ranunculus repens*, *Lysimachia vulgaris*, *Crepis paludosa*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Cirsium oleraceum*, *Calamagrostis canescens*, *Trollius europaeus*.

3. Виды еловых лесов: *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*.

4. Луговые виды: *Deschampsia caespitosa*, *Ranunculus acris*, *Galium mollugo*, *Veronica chamaedrys*, *Campanula patula*, *Fragaria vesca*, *Melampyrum nemorosum*, *Anthriscus sylvestris*, *Hypericum tetrapterum*, *Agrostis tenuis*, *Taraxacum officinale*.

По этим видам была составлена фитоценотическая таблица, в которую также были включены виды, более или менее часто выступающие доминантами травяного покрова, это: *Urtica dioica*, *Rubus idaeus*, *Stellaria nemorum*, *Aegopodium podagraria*, *Equisetum sylvaticum*, *Matteuccia strutiopteris*, *Athyrium filix-femina*. Анализ таблицы показал, что, несмотря на весьма большое варьирование флористического состава и значительное число доминирующих видов, не удалось найти группы видов, взаимно исключающие друг друга. Встречаются сообщества с любыми комбинациями этих групп видов.

Чисто флористическая классификация в этом случае оказывается малоэффективной. В то же время и деление этой совокупности на основе небольшого числа доминирующих видов также дает не вполне удовлетворительные результаты, так как многие доминирующие виды довольно свободно комбинируются друг с другом, а их связи с эколого-фитоценотическими группами в большинстве случаев довольно слабые.

Но всю эту совокупность сероольшатников нельзя рассматривать как одну ассоциацию, так как фитоценотическая амплитуда ее относительно велика: от сообществ с доминированием *Filipendula ulmaria* до сообществ с обилием *Calamagrostis arundinacea* или *Pteridium aquilinum*.

Использование для классификации растительности только групп дифференциальных видов имеет смысл тогда, когда каждая из этих групп включает большое число видов, а эти виды имеют высокое постоянство в тех синтаксонах, которые они дифференцируют. В противном случае у нас не будет реальной основы для решения вопроса о том, к какой ассоциации отнести конкретное геоботаническое описание. Доминирующие виды для этих целей гораздо более удобны. По ним можно легко определить ассоциацию и в поле, но многообразие комбинаций доминирующих видов и их фитоценотическая замещаемость делают и эту задачу непростой.

В данной ситуации было решено начать с выделения групп сообществ, которые отличаются наиболее четко, предполагая, что чем меньше будет оставшаяся совокупность описаний, тем легче будет ее разделить.

Довольно хорошо выделяется группа сообществ с доминированием в травяном ярусе *Athyrium filix-femina*. Все они характеризуются слабым участием в их составе неморальных и луговых видов, а также в большинстве случаев и гидрофитных видов. Достаточно константно и полно представлена в них группа видов еловых лесов.

Необходимо выделять группу сообществ с доминированием *Filipendula ulmaria*, хотя нелегко решить вопрос, где провести ее границу, так как покрытие таволги убывает постепенно, а состав сопутствующих видов весьма непостоянен. В связи с этим, кроме таволговой, была выделена влажнотравная группа сообществ, в которой обязательно присутствие *F. ulmaria*, хотя бы с небольшим покрытием, или высоко обилие *Geum rivale*. *Filipendula ulmaria* встречается изредка и в других группах сероольховых лесов, но во влажнотравной группе нет доминирующих видов, по которым выделены эти группы.

Сравнительно хорошо очерченную группу образуют кисличные сероольшатники, в которых с довольно высоким обилием встречается *Oxalis acetosella* и нет других доминирующих видов, по которым выделяются остальные группы. К этой же группе присоединено описание, в котором доминантом является *Dryopteris filix-mas*, так как кислица в нем достаточно обильна, и все описания, где он имеет хоть сколько-нибудь высокое покрытие, находятся именно в этой группе. При этом учитывается и общее сходство флористического состава.

Большую, хотя и не очень четко очерченную группу образуют снытевые сероольшатники, в которой максимум обилия и встречаемости имеет группа неморальных видов. В большинстве сообществ этой группы доминирует *Aegopodium podagraria*. Там, где его покрытие низкое, на первый план выступают *Chaerophyllum aromaticum*, *Aconitum excelsum*, *Geranium sylvaticum* или *Campanula latifolia*. Критерием отнесения этих описаний к снытевой группе служило обилие неморальных видов.

Критерии выделения трех следующих групп — звездчатковой, крапивной и малиновой — требуют некоторых пояснений. Дело в том, что эти доминанты являются характерными для сероольховых лесов в целом, и сообщества с высоким покрытием этих видов могут встретиться в любой группе. В этой ситуации проводится последовательное, но не параллельное использование доминирующих видов как критериев для выделения растительных ассоциаций. Учитывая только сообщества без доминантов, по которым выделены все ранее рассмотренные группы, мы вначале объединили в особую группу все сообщества с доминированием *Stellaria nemorum*, а потом оставшиеся поделили на две группы в зависимости от доминирования малины или крапивы. Таким образом, *Rubus idaeus* и *Urtica dioica* играют роль диагностических видов ассоциаций лишь при отсутствии в сообществах других обильных видов.

Кроме этих групп, были выделены 5 небольших по числу входящих в них геоботанических описаний: орляковая, хвощевая, недотроговая, страусниковая, сфагновая.

Возникает вопрос, насколько естественны выделенные группы, обладают ли они какими-то отличительными признаками, кроме тех, которые уже были использованы для их выделения. Прежде всего представляют интерес различия во флористическом составе. Если различия между группами по видовому составу достаточно велики, то можно считать, что доминанты значительно отличаются друг от друга по экологии или по воздействию на сопутствующие виды, и такие группы можно рассматривать как особые растительные ассоциации, имеющие в какой-то мере специфичные местообитания.

Сравнивать для этих целей встречаемость отдельных видов в группах не совсем удобно, так как из-за относительно небольшого объема групп описаний (максимум 27) оценки встречаемости имеют очень большую ошибку. Сравнивать покрытия видов не совсем корректно из-за того, что они уже были частично использованы для выделения групп. Кроме того, сравнение отдельных видов не дает определенного результата, так как одни различия оказываются значимыми, а другие нет, и необходимо выдвигать дополнительные критерии существенности различий между группами.

Для сравнения групп описаний был использован следующий метод: отбирали виды, встречаемость которых отличается не менее, чем на два класса в сравниваемых синтаксонах. Из них формировались две группы видов на основании того, к какому синтаксону был приурочен максимум встречаемости. Проверить, насколько равномерно распределены виды по описаниям из какого-то синтаксона, можно с помощью критерия Кокрена (Кенделл, Стьюарт, 1973; Браунли, 1977). Он вычисляется по формуле

$$Q=\frac{c(c-1)\sum_{j=1}^{c}(T_j-\bar{T})^2}{c\sum_{i=1}^{r}u_i-\sum_{i=1}^{r}u_i^2},$$

где u_i — число описаний, в которых встречен i-ый вид; T_j — число видов данной группы, встреченных в j-ом описании; c — число описаний; r — число видов в группе; Q распределено как χ^2 с $(c-1)$ степенями свободы. Вначале с помощью Q мы проверяем однородность описаний каждого синтаксона в отношении распределения внутри них видов данной группы, а затем, объединив два сравниваемых синтаксона вместе, оцениваем однородность этой группы описаний и тем самым возможность объединения синтаксонов. Если после объединения Q возрастает и начинает значимо отличаться от нуля, то флористическое своеобразие синтаксонов и возможность рассматривать их как особые растительные ассоциации становятся доказанными.

Сравнение двух синтаксонов ведется по отдельности для каждой из двух групп видов. В том случае, когда по обеим группам мы получаем значимое возрастание Q после объединения синтаксонов, каждая из растительных ассоциаций характеризуется своей дифференциальной группой видов. Но для выделения ассоциаций достаточно существенных различий по встречаемости и в одной группе видов. В таком случае одна из сравниваемых ассоциаций отличается лишь отсутствием группы дифференциальных видов другой ассоциации.

При использовании этого метода группы видов, дифференцирующих два сравниваемых синтаксона, формируются для каждой пары синтаксонов заново. В ряде случаев отдельные синтаксоны по дифференцирующим группам видов оказались неоднородными, значение Q превышало 95%-ный доверительный уровень (в 9 случаях из 48, т. е. 19 %). Такие группы можно сделать более однородными, убрав из них описания со слишком большим или слишком малым числом видов данной группы. Но от этой операции пришлось отказаться, так как в другой сравниваемой паре этот синтаксон оказывается внутренне однородным. Мы считаем, что все выделенные синтаксоны имеют право на самостоятельное существование, так как для всех сравниваемых пар происходило очень значительное увеличение Q после объединения, а это говорит о значительно большей однородности описаний внутри каждого синтаксона. Для выбраковки описаний нужна несколько иная методика.

Все сероольховые леса европейской части СССР можно рассматривать в ранге отдельной формации Alneta incanae, но в нее, по-видимому, нецелесообразно включать сероольховые леса гор Центральной Европы, так как там они развиваются в субальпийском поясе и в поймах горных рек (Mayer, 1974; Ellenberg, 1982). Примерно те же позиции, что и в горах Центральной Европы, занимают сероольшатники и на Кавказе (Львов, 1974).

Среди бореальных лесов европейской части СССР сероольшатники отличаются относительно большим своеобразием флористического состава, и с точки зрения сторонников флористической классификации их можно рассматривать в качестве особого союза Stellario-Alnion, для которого характерными являются следующие виды: *Rubus idaeus*, *Urtica dioica*, *Stellaria nemorum*, *Galeopsis bifida*, *Geum urbanum*, *Anthriscus sylvestris*, *Moehringia trinervia*. Вероятно, после детального сравнения сероольшатников с другими лесами число таких видов может несколько увеличиться.

Для распределения выделенных растительных ассоциаций по группам воспользуемся классификацией, предложенной Ниценко (1972), в которой приведены 11 экологически хорошо очерченных групп ассоциаций.

В наших материалах имеются описания, которые можно отнести лишь в 5 из этих групп. Остальные группы ассоциаций представляют собой молодняки, почва которых еще не обогащена азотом. Такие леса на северо-западе европейской части СССР в настоящее время почти совершенно отсутствуют. Характеристика ассоциаций приведена в таблице, в которой даны среднее покрытие и постоянство доминирующих и дифференциальных видов травяного яруса. В кустарниковом и моховом ярусах дифференциальных видов не найдено. Три ассоциации, представленные менее чем пятью описаниями, в таблице опущены.

I. Alneta incanae filipendulosa, соответствующая гидрофильным сероольшатникам, по Ниценко. Ассоциации этой группы развиваются в местах с обильным проточным увлажнением.

1. Alnetum incanae filipendulosum. Занимает наиболее сырые местообитания среди ассоциаций данной группы. Древостой сомкнутостью 0.6—0.8 состоит почти целиком из ольхи серой с единичной примесью березы, осины и ели. Подлесок довольно редкий, наиболее обильный вид в нем — *Pádus avium.* В травяном ярусе преобладает *Filipendula ulmaria.* В ряде описаний обилен *Geum rivale.* Из видов, доминирующих в других ассоциациях, бывают обильны *Urtica dioica*, *Rubus idaeus*, *Aegopodium podagraria.* Моховой покров развит слабо, представлен отдельными латками *Mnium cinclidioides*, *M. medium*, *M. cuspidatum.* Лишь *Climacium dendroides* встречается с довольно высоким постоянством.

Эта ассоциация встречается по всему северо-западу в долинах ручьев и речек, в ложбинах между холмами, в нижних частях склонов. Ее приводят для Ярославской обл. Н. Н. Темноев (1940), для Белоруссии — И. Д. Юркевич и др. (1963), для Московской обл. — Т. А. Работнов (1939).

2. Alnetum incanae viciosum. Влажнотравные сероольшатники, занимающие более сухие места, чем предыдущая ассоциация, характеризуются отсутствием постоянного доминирующего вида. Название дано по дифференциальному виду *Vicia sepium*, который имеет в данной ассоциации максимум постоянства среди всех сероольшатников. Обилие *Filipendula ulmaria* снижается, но этот вид постоянно присутствует в сообществах этой ассоциации. На первое место по покрытию в травяном ярусе этой ассоциации могут выходить *Geum rivale*, *Rubus idaeus*, *Urtica dioica*, *Stellaria nemorum.* Эта ассоциация выделена по наличию с относительно высоким постоянством видов сырых лесов: *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Angelica sylvestris*, *Vicia sepium*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Calamagrostis canescens*, *Peucedanum palustre*, *Ranunculus repens*, *Valeriana officinalis.*

Состав древостоя и подлеска примерно такой же, как в предыдущей ассоциации, но возобновление ольхи серой здесь гораздо более обильное (в отдельных описаниях достигает покрытия 20—60 %). Моховой ярус представлен латками *Climacium dendroides*, *Brachythecium campestre*, *Mnium medium.* С высоким постоянством встречается лишь *M. cuspidatum.*

Эта ассоциация широко распространена по всей территории северо-запада РСФСР. Занимает примерно то же положение в рельефе, что и предыдущая ассоциация. В Московской обл. ее описал Работнов (1939) под названием сероольшатник с *Geum rivale.*

3. Alnetum incanae matteucciosum. Эта ассоциация развивается в тех же условиях увлажнения, но в более затененных местах, в лесных логах и глубоких лощинах. Встречается она редко. В травяном ярусе доминирует *Matteuccia strutiopteris.* В моховом ярусе отмечены лишь отдельные дернинки *Calliergon cordifolium* и *Brachythecium salebrosum.* Эта ассоциация встречена на Валдайской возвышенности и в юго-восточной части Карельского перешейка. Приводится она также для Московской обл. (Работнов, 1939) и для Белоруссии (Юркевич и др., 1958).

II. Alneta incanae aegopodiosa. Эта группа ассоциаций соответствует мезофильным сероольшатникам богатых почв, по Ниценко (1972), включившему в эту группу 30 ассоциаций, в большинстве которых доминирует сныть или неморальные травянистые виды. Все эти сообщества мы рассматриваем в рамках одной ассоциации, принимая во внимание то, что изменения обилия сопутствующих сныти видов могут быть случайными, не связанными с какими-либо различиями в условиях среды.

1. Alnetum incanae aegopodiosum. Данная ассоциация встречается на средних по увлажнению и богатых почвах, причем богатых не только азотом за счет деятельности клубеньковых бактерий на корнях серой ольхи, но и другими

Характеристика травяного яруса сероольшатников северо-запада РСФСР

Вид	Ассоциация									
	Alnetum incanae filipendulosum	A. viciosum	A. aegopodiosum	A. urticosum	A. rubosum	A. stellariosum	A. impatientosum	A. oxalidosum	A. athyriosum	A. equisetosum
	число описаний									
	14	24	27	10	7	20	5	17	13	6
Характерные виды										
Rubus idaeus	4 IV	15 IV	2 III	2 V	46 V	4 V	+ IV	7 V	10 V	8 V
Urtica dioica	6 IV	14 V	3 IV	36 V	+ III	7 V	3 V	2 V	+ III	9 IV
Anthriscus sylvestris	+ II	+ III	+ III	10 V	+ I	+ II	2 IV	+ III	+ II	+ III
Stellaria nemorum	1 II	12 IV	6 III	4 III	+ II	42 V	10 IV	3 III	7 IV	+ I
Geum urbanum	+ I	1 III	2 IV	2 IV	+ I	1 IV	2 III	+ III	+ II	— —
Galeopsis bifida	II	IV	I	III	III	IV	—	III	IV	IV
Moehringia trinervia	I	I	I	III	III	II	II	III	I	V
Постоянные виды										
Deschampsia caespitosa	2 IV	2 IV	+ III	+ III	1 V	1 IV	+ II	1 V	2 IV	4 IV
Dryopteris carthusiana	+ II	1 IV	+ III	+ II	1 V	1 IV	1 V	1 V	1 V	2 V
Stellaria holostea	I	II	III	II	III	IV	II	II	II	I
Angelica sylvestris	IV	V	II	II	II	IV	IV	III	III	III
Ranunculus repens	II	II	II	I	III	II	II	II	—	III
R. acris	II	II	II	III	I	I	I	II	—	III
Hypericum tetrapterum	II	II	I	I	II	I	—	II	II	I
Viola riviniana	II	I	II	—	II	I	I	II	II	I
Crepis paludosa	III	II	II	I	I	III	III	II	IV	I
Виды, дифференцирующие ассоциации										
Filipendula ulmaria	51 V	6 V	2 III	+ II	+ I	+ III	+ I	+ I	1 II	+ II
Geum rivale	9 V	6 III	+ III	+ III	— —	+ I	1 III	+ I	+ I	+ IV
Calamagrostis canescens	IV	II	—	—	—	I	—	I	I	—
Peucedanum palustre	III	II	—	—	I	I	—	—	—	—
Cirsium oleraceum	II	I	II	—	—	II	—	—	—	—
Valeriana officinalis	II	II	I	—	—	—	—	—	—	—
Vicia sepium	II	IV	II	I	II	I	—	I	—	II
Aegopodium podagraria	6 IV	2 III	34 V	3 IV	— —	4 IV	+ I	6 IV	+ II	— —
Asarum europaeum	+ I	+ I	3 III	1 III	— —	1 III	— —	1 III	— —	— —
Stachys sylvatica	II	I	III	I	—	I	II	II	I	—
Hepatica nobilis	—	—	III	II	—	I	—	III	—	—
Ranunculus cassubicus	I	I	II	I	—	I	—	I	I	—
Pulmonaria obscura	I	I	II	—	—	I	—	—	—	—
Chaerophyllum aromaticum	+ II	1 II	3 II	+ II	— —	+ II	+ II	+ II	— —	— —

Вид	Ассоциация									
	Alnetum incanae filipendulosum	A. viciosum	A. aegopodiosum	A. urticosnm	A. rubosum	A. stellariosum	A. impatientosum	A. oxalidosum	A. athyriosum	A. equisetosum
	число описаний									
	14	24	27	10	7	20	5	17	13	6
Geranium sylvaticum	—	I	III	I	I	I	—	II	—	I
Campanula latifolia	I	I	II	I	—	—	I	I	—	—
Aconitum excelsum	1 II	+ I	3 II	+ I	+ I	+ I	— —	+ I	— —	— —
Galeobdolon luteum	— —	+ I	2 III	3 III	— —	2 III	+ I	3 III	1 II	+ I
Fragaria vesca	II	III	III	IV	IV	I	II	III	II	II
Arctium tomentosum	—	I	I	II	—	—	—	—	—	—
Equisetum pratense	+ II	+ II	1 III	2 V	+ III	+ II	+ II	+ III	1 III	19 III
Maianthemum bifolium	I	I	II	—	V	II	—	III	IV	III
Trientalis europaea	I	I	—	—	V	I	—	III	IV	II
Rubus saxatilis	I	I	I	—	III	I	—	II	I	I
Pyrola rotundifolia	—	I	I	—	III	I	—	—	—	—
Luzula pilosa	—	I	I	I	IV	I	I	II	II	I
Chamaerion angustifolium	I	I	I	—	IV	I	—	I	I	—
Calamagrostis arundinacea	II	I	II	—	III	I	—	II	I	I
Anemone nemorosa	I	I	II	—	I	IV	—	II	I	—
Impatiens noli-tangere	2 III	1 II	+ II	2 I	— —	3 IV	50 V	2 III	+ II	+ I
Dryopteris filix-mas	— —	+ II	+ II	1 IV	— —	1 III	+ V	5 III	+ III	+ III
Chrysosplenium alternifolium	+ II	1 II	+ II	1 II	— —	+ III	5 IV	+ II	+ II	+ I
Oxalis acetosella	+ I	1 III	1 III	1 III	1 III	5 IV	7 IV	25 V	7 V	1 III
Gymnocarpium dryopteris	+ I	+ I	+ I	— —	— —	+ I	— —	2 II	+ I	— —
Athyrium filix-femina	+ I	+ II	+ II	+ III	+ IV	+ III	+ III	4 IV	53 V	1 IV
Solidago virgaurea	I	II	II	I	III	III	II	IV	IV	III
Melica nutans	—	I	I	—	I	I	—	II	II	—
Circaea alpina	—	—	I	I	I	I	—	I	III	I
Viola palustris	I	I	—	—	II	I	—	I	III	II
Equisetum sylvaticum	+ IV	2 IV	1 II	+ II	7 III	3 IV	+ III	+ II	2 IV	32 IV
Ajuga reptans	I	I	II	—	II	I	II	—	I	III
Veronica chamaedrys	I	II	III	III	III	I	II	II	I	V

Примечание. Римские цифры в таблице — классы постоянства (I — 1—20 %), II — 21—40 % и т. д.), арабские цифры — среднее проективное покрытие. + — среднее проективное покрытие около 0.5%. В таблице приведены ассоциации, представленные не менее чем пятью описаниями.

элементами минерального питания. Ниценко считает, что эти сероольшатники образуются на месте неморальнотравных и кисличных ельников, но могут сформироваться и на месте еловых лесов более бедных местообитаний, сменяя мезофильные сероольшатники бедных почв по мере накапливающегося воздействия ольхи серой на среду.

Сомкнутость древостоя варьирует от 0.6 до 0.9. К ольхе серой примешиваются береза, осина, реже — ель. Подрост ольхи серой чаще всего имеет покрытие 5—10 %, подроста ели значительно меньше. В подлеске довольно постоянны *Lonicera xylosteum* и *Padus avium*, покрытие которых иногда достигает 20 % и более.

В травяном ярусе доминирует *Aegopodium podagraria*, но в некоторых сообществах на первое место выходят *Chelidonium majus*, *Chearophyllum aromaticum*, *Campanula latifolia* или *Geranium sylvaticum*. Сообщества с высоким обилием *Aconitum excelsum* можно считать восточным вариантом этой ассоциации.[1] Для этой ассоциации характерно относительно высокое постоянство *Geum urbanum*, *Asarum europaeum*, *Stachys sylvatica*, *Galeobdolon luteum*, *Hepatica nobilis*, *Ranunculus cassubicus*, *Pulmonaria obscura*, *Ajuga reptans*.

Моховой покров развит слабо. Состав его пестрый. Чаще других видов встречаются *Mnium cuspidatum*, *Brachythecium salebrosum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Eurhynchium hians*, *Atrichum undulatum*.

Эта ассоциация встречается в подзонах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов северо-запада преимущественно на крутых склонах (15—30°) логов и долин. В Белоруссии она занимает нижние части склонов, понижения и долины ручьев и речек с влажными почвами (Юркевич и др., 1963). Для Московской обл. ее приводит Работнов (1939).

III. Alneta incanae oxalidosa. Эта группа ассоциаций соответствует мезофильным сероольшатникам средних почв, по Ниценко. Травяной покров этих сероольшатников меньше, чем в других группах ассоциаций, отличается от травяного покрова коренных типов ельников, хотя и здесь нужно учитывать обогащение почвы мелколиственными породами.

1. Alnetum incanae oxalidosum занимает центральное место в этой группе. Древостой имеет сомкнутость от 0.6 до 0.9. К ольхе серой примешивается ель и береза. Подрост ольхи серой нередко имеет покрытие 10—20 %. В подлеске довольно постоянны *Sorbus aucuparia* и *Padus avium*.

Oxalis acetosella обилен во всех сообществах этой ассоциации, но по сравнению с ельниками кисличниками доля его участия в травостое здесь гораздо ниже. Кроме кислицы, сравнительно высокое обилие имеют *Aegopodium podagraria*, *Rubus idaeus*, *Athyrium filix-femina*, *Galeobdolon luteum*, *Hepatica nobilis*. Моховой покров развит слабо. Чаще других видов встречаются *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Atrichum undulatum*, *Eurhynchium hians*.

Эта ассоциация широко распространена по всему северо-западу РСФСР, Белоруссии (Юркевич и др., 1958, 1963) и в Московской обл. (Работнов, 1939). Чаще всего она занимает плакорные местоположения или пологие склоны различных экспозиций. Лишь в Изборской котловине она широко распространена на крутом склоне восточной экспозиции.

2. Alnetum incanae athyriosum. Эта ассоциация близка по флористическому составу к предыдущей, но применение критерия Кокрена показывает, что различия во встречаемости дифференцирующих групп видов между ними существенны. Кисличная ассоциация характеризуется наличием ряда видов богатых почв, а атириевая отличается большим постоянством в ней *Equisetum sylvaticum*, *Viola palustris*, *Circaea alpina*. Можно считать, что эта ассоциация приурочена к несколько более влажным и бедным почвам, чем предыдущая. Для нее характерно преобладание в травяном ярусе *Athyrium filix-femina* с покрытием 20—90 %, в ряде сообществ на первое место по покрытию выходит *Urtica dioica*.

Сомкнутость и состав древостоя такие же, как в предыдущей ассоциации. Подрост ольхи серой здесь более редкий, и за счет этого подрост ели имеет примерно равную роль. В редком подлеске, как и в предыдущей ассоциации, наиболее обильны *Sorbus aucuparia* и *Padus avium*. Моховой ярус представлен отдельными латками *Pleurozium schreberi* и *Mnium medium*.

---

[1] В Вологодской обл. он описан под названием Alnetum aconitoso—aegopodiosum (Гаврилов, Карпов, 1962).

Эта ассоциация встречается в основном в плакорных местоположениях и на пологих склонах с экспозицией от восточной до северо-западной. Тип леса Incanae—Alnetum filicosum, выделяемый белорусскими геоботаниками (Юркевич и др., 1963), включает сообщества с доминированием разных по экологии видов папоротников: *Dryopteris filix-mas*, *D. carthusiana*, *Athyrium filix-femina*, *Matteuccia strutiopteris*.

3. Alnetum incanae pteridosum. Эта ассоциация занимает наиболее сухие местообитания среди всех сероольшатников, о чем свидетельствует преобладание в травяном ярусе *Pteridium aquilinum*, а в одном описании — *Calamagrostis arundinacea*. Эти виды довольно близки по своей экологии. По экологическим шкалам Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956), вейник лесной встречается массово при увлажнении 64—74 ступеней, а орляк — 64—72. По шкале богатства почвы первый вид обилен при 3—7 ступени, а второй — 3—4. В связи с этим мы не сочли нужным разделить сообщества с доминированием того или иного вида на две ассоциации.

Хотя эти два вида достаточно светолюбивы, по сомкнутости крон нельзя сказать, что древостои в данной ассоциации более разреженны. Бо́льшая сухость почвы привела к обеднению травяного яруса за счет выпадения влаголюбивых видов.

Встречается эта ассоциация редко как в северных, так и южных районах северо-запада РСФСР, а также и в Белоруссии (Юркевич и др., 1963). Обычно она занимает верхние части склонов.

4. Alnetum incanae equisetosum. Хотя *Equisetum sylvaticum* — довольно постоянный вид в сероольшатниках северо-запада, он редко достигает высокого обилия. В данной ассоциации доминируют *E. sylvaticum* или *E. pratense*, в ряде сообществ они обильны оба. Согласно шкалам Раменского, зоны высокого обилия этих видов по шкале увлажнения не перекрываются, но такие шкалы и не могут быть абсолютно точными. Древостой, подлесок и подрост не имеют в этой ассоциации каких-то характерных особенностей, да их и трудно выявить из-за малого числа описаний, так как эта ассоциация встречается довольно редко.

В ряде описаний обильны *Rubus idaeus* и *Urtica dioica*. В этой ассоциации имеют максимум постоянства *Moehringia trinervia* и *Veronica chamaedrys*. Эти два вида, конечно, не являются показателями высокого увлажнения, хотя тут нужно считаться и с неожиданностями, которые могут дать малые выборки.

В моховом ярусе отмечены *Pleurozium schreberi* и *Brachythecium campestre*. Ассоциацию с доминированием в травяном ярусе *Equisetum pratense* приводит Работнов (1939) для Московской обл. Эта ассоциация обычно встречается на пологих склонах в средних их частях, где создается несколько повышенное увлажнение за счет стока с верхних частей склона. Описания этой ассоциации выполнены нами на Вепсовской возвышенности, на востоке Ленинградской обл. и на юго-западе Псковской обл., но по малому числу описаний трудно что-либо сказать о ее ареале в пределах северо-запада. Белорусские геоботаники эту ассоциацию не выделяют.

IV. Alneta incanae urticosa. Эта группа ассоциаций соответствует нитрофильным сероольшатникам, по Ниценко. Они возникают на небогатых почвах, а обогащаются азотом уже в результате деятельности клубеньковых бактерий на корнях ольхи.

1. Alnetum incanae urticosum. Эта ассоциация встречается по всему северо-западу в неглубоких понижениях рельефа, на плато и на склонах разной экспозиции крутизной до 20°. Сомкнутость древостоя от 0.7 до 0.9. Лишь в отдельных сообществах к серой ольхе примешивается ель или береза. Единственный постоянный вид в подлеске — *Padus avium*. Подрост ольхи серой распределен по сообществам этой ассоциации неравномерно, в отдельных случаях его покрытие достигает 60 %. В травостое доминирует *Urtica dioica*, но в ряде случаев на первое место по покрытию выходит *Anthriscus sylvestris*. Из постоянных видов этой ассоциации следует упомянуть *Equisetum pratense* и *Ranunculus acris*.

Моховой покров очень редкий, представлен отдельными пятнами *Pleurozium schreberi*, *Brachythecium* sp. sp. Широко распространена эта ассоциация и в Белоруссии (Юркевич и др., 1963).

2. Alnetum incanae rubosum. Эта ассоциация встречается довольно редко, хотя *Rubus idaeus* — постоянный вид сероольшатников в целом, он не часто доминирует при отсутствии других доминантов, по которым выделяются ассоциации. Встречается эта ассоциация по всему северо-западу, но чаще в восточных районах Ленинградской обл. Строение и сомкнутость древостоя такие же, как в предыдущей ассоциации. Постоянным видом подлеска является *Sorbus aucuparia*. *Rubus idaeus* мы условно относим к травяному ярусу, в котором он безраздельно доминирует с покрытием 30—60 %. Для этой ассоциации характерно высокое постоянство видов еловых лесов *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*. На почве встречаются отдельные дернинки *Mnium cuspidatum*, *Brachythecium* sp. sp.

В Белоруссии эта ассоциация не выделяется, для Московской обл. ее приводит Работнов (1939). Весьма существенным фактором, ограничивающим видовое богатство в ельниках, является дефицит азота («Факторы. . .», 1983), но здесь его достаточно, о чем свидетельствует доминирование нитрофильных видов.

3. Alnetum incanae stellariosum. Эта ассоциация широко распространена по всему северо-западу РСФСР. Она занимает плакорные местоположения и пологие склоны различных экспозиций. Сомкнутость древостоя — от 0.5 до 0.8. В подлеске постоянен и обилен *Padus avium*, постоянен *Sorbus aucuparia*. Эти виды иногда выходят в древесный ярус. Подрост ольхи серой имеет покрытие до 10—20 %, ели постоянен, но не обилен.

В травяном ярусе доминирует *Stellaria nemorum* с покрытием от 15 до 60 %. Довольно обильны *Urtica dioica* и *Rubus idaeus*, но обычно они занимают подчиненное положение. В этой ассоциации много постоянных видов, в том числе и неморальных, но все же ее флористический состав заметно отличается от такового снытевых сероольшатников. Моховой ярус очень редкий. В нем встречаются *Mnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Cirryphyllum piliferum*.

4. Alnetum incanae impatientosum. Эта ассоциация встречается редко на пологих склонах северной экспозиции. *Rubus idaeus*, *Urtica dioica* и *Stellaria nemorum* здесь постоянны, но не обильны. Во всех сообществах этой ассоциации доминирует *Impatiens noli-tangere*, часто обилен *Chrysosplenium alternifolium*. Несомненно, эта ассоциация занимает несколько более влажные местообитания, чем другие ассоциации данной группы.

V. Alneta incanae sphagnosa — сфагновые сероольшатники. Эта группа встречается чрезвычайно редко. В наших материалах она представлена всего одним описанием из Псковской области (Самбук, 1984).

1. Alnetum incanae sphagnosum. Найдена на окраине болота. Сомкнутость древостоя — 0.4. К ольхе серой примешивается ель и береза. Подрост представлен отдельными экземплярами *Pinus sylvestris*. В подлеске единично отмечен *Juniperus communis*. Травяной ярус довольно редкий, наиболее обильны в нем *Phragmites australis*, *Calamagrostis canescens* и *Carex elongata*. В моховом ярусе преобладают *Sphagnum squarrosum* и *S. fimbriatum* с суммарным покрытием 30 %.

Эта ассоциация по условиям местообитания и флористическому составу близка к черноольшатникам. Изредка встречаются сообщества со смешанными древостоями из ольхи черной и серой, но в этой работе мы такие сообщества не рассматриваем.

ЛИТЕРАТУРА

Браунли К. А. Статистическая теория и мстодология в науке и технике. М.: Наука, 1977. 407 с. — *Гаврилов К. А.*, *Карпов В. Г.* Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены. — Тр. Ин-та леса, 1962, т. 52, с. 5—118. — *Кашлев В. Ф.* Сероольшатники Ново-Петровского лесхоза Московской области и их использование. — Докл. ТСХА, 1963, вып. 89, с. 530—535. — *Кенделл М. Дж.*, *Стьюарт А.* Статистические выводы и связи. М.; Мир, 1973. 899 с. — *Львов П. Л.* Субальпийские сероольховые и ольхово-березовые редколесья юго-восточной части Высокогорного Дагестана. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 5, с. 699—707. — *Ниценко А. А.* Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л.: ЛГУ, 1972. 138 с. — *Работнов Т. А.* О влиянии серой ольхи на почву и травянистую растительность. — Природа, 1938, № 3, с. 94—98. — *Работнов Т. А.* Типы сероольховых насаждений северо-западной части Московской области. — Бот. журн., 1939, т. 24, № 1, с. 15—29. — *Работнов Т. А.* Актуальные вопросы экологии растений. — Итоги науки и техники. Ботаника, 1979, т. 3, с. 5—70. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Самбук С. Г.* Эвристико-статистическая классификация и полярная ординация выборки широкого фитоценотического диапазона. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 2, с. 180—188. — *Темноев Н. Н.* Очерк растительного покрова верхнего отрезка долины р. Волги от д. Иваньково Кимрского района до д. Н. Каменец Мышкинского района. — Тр. БИН, сер. 3, Геоботаника, 1940, вып. 4, с. 397—470. — *Факторы* регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. 317 с. — *Юркевич И. Д., Гельтман В. С., Парфенов В. И.* Сероольховые леса и их хозяйственное использование. Минск: Изд-во АН БССР, 1963. 142 с. — *Юркевич И. Д., Смирнова В. А., Сороговец П. Е.* О некоторых сероольховых ассоциациях. — Бюл. Ин-та биол. за 1957 г., 1958, вып. 3, с. 7—12. — *Ellenberg H.* Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart: E. Ulmer Verlag, 1982. 989 S. — *Mayer H.* Wälder des Ostalpenraumes. Wien: Gustav Fischer Verlag, 1974. 344 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 XI 1984.

SUMMARY

The forests with the dominance in the tree layer of grey alder in the Leningrad, Pskov and Novgorod districts are subdivided into 13 plant associations, which refer to 5 groups of associations. The method of successive use of the herbaceous layer dominants has been applied to establish the associations. Dominants of wide phytocoenotical range are considered as diagnostic species of association if only the dominants of narrow range are lacking. The established associations have been floristically characterized.

УДК 581.9 (571.651.8)

В. В. Петровский

ОЧЕРК РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

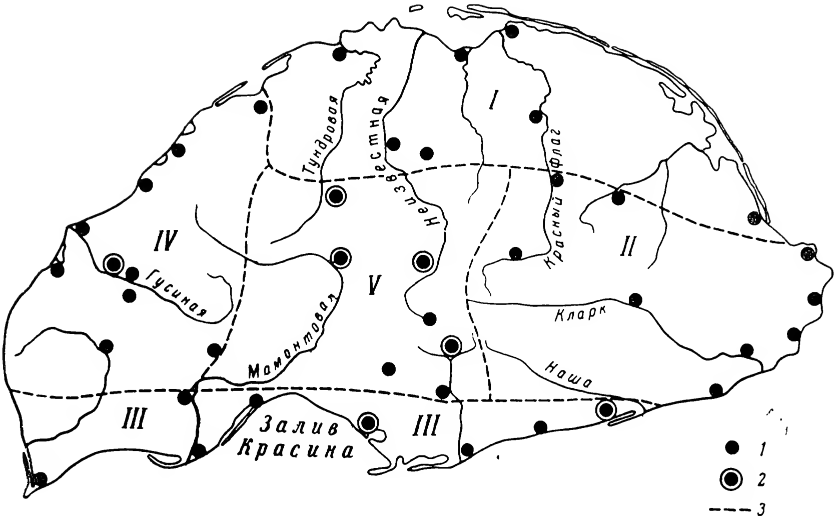
V. V. PETROVSKY. AN OUTLINE OF THE WRANGEL ISLAND VEGETATION

Дается краткий очерк растительности о. Врангеля. Более подробно характеризуются растительные сообщества западной части острова, поскольку сведения о них ранее не публиковались.

До настоящего времени единственной подробной публикацией, посвященной растительности о. Врангеля, является работа Б. Н. Городкова (1958а) «Почвенно-растительный покров острова Врангеля», созданная на основе исследований, проведенных автором в восточной части острова в 1938 г. В этой и последующей (1958б) работах Городков рассматривает растительный покров о. Врангеля как типичный образец арктических пустынь. Своеобразие ландшафтов, суровость климата, сравнительно незначительная роль мхов и лишайников в растительном покрове восточной части острова послужили причиной такой биогеографической оценки всего острова. По-видимому, Городков не мог предполагать, что в других частях острова природная обстановка может быть значительно более благоприятной, а растительность — более богатой.

В течение шести полевых сезонов я работал на о. Врангеля в составе экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Проводя флористические и геоботанические исследования, я имел возможность наблюдать чрезвычайную пестроту природных условий на всей территории острова. Уже первые рекогносцировочные маршруты выявили резкий контраст природной обстановки в восточной и западной его частях. Несмотря на сравнительно небольшие размеры острова, горные поднятия, защищающие бóльшую его часть от господствующих в летнее время сильных и холодных северо-восточных ветров (часто несущих туманы и осадки), радикально трансформируют погодные условия в центральной и западной частях, где создается более благоприятная климатическая обстановка. Это проявляется в характере растительности и составе флоры. Краткая характеристика растительных сообществ центральной части была опубликована ранее (Петровский, 1967). В настоящей публикации я попытался дать общее представление о растительности в целом, выделяя наиболее типичные ее элементы. На основе ландшафтно-климатических различий территория разделена на 5 районов (см. рисунок).

Северный район представляет собой равнину, протянувшуюся от северного побережья на юг до первой гряды возвышенностей, пересекающей весь остров с запада на восток. Эта равнина, носящая название Тундры Академии, включает низовья рек Тундровой, Неизвестной, Песцовой и Красный Флаг; ее протяженность с запада на восток составляет около 80, с севера на юг — около 20 км. Равнина имеет слабый уклон к северу, а максимальные высотные отметки в южной ее части едва достигают 40—50 м над ур. м. Основание равнины, сложенное песчаниками и сланцами триасового возраста, перекрыто сравнительно маломощным плащом щебнисто-глинистых аллювиально-делювиальных отложений. На большей части равнины преобладают суглинистые субстраты, лишь русла и террасы быстро текущих рек и ручьев заняты песчано-галечными наносами. Обилие переувлажненных суглинистых грунтов



Картосхема ландшафтно-климатических районов острова.

1 — пункты кратковременных, *2* — длительных работ автора, *3* — границы ландшафтно-климатических районов: *I* — Северного, *II* — Восточного, *III* — Южного, *IV* — Западного, *V* — Центрального.

обусловило преобладание мерзлотных форм рельефа и главным образом — полигональную трещиноватость поверхности. Трещиноватость почвы и выпуклость каждого отдельного полигона определяют широкое распространение на равнине полигональных тундр. Такие тундры абсолютно господствуют на ровных открытых слабозаснеженных зимой участках Тундры Академии. Преимущественно здесь отмечаются травяные и травяно-моховые или травяно-мохово-лишайниковые группировки довольно разнообразного состава. Чаще других встречаются ценозы с такими доминантами: асс. Deschampsia borealis — Nardosmia frigida — Rumex arcticus — Primula tschuktschorum — мхи; асс. Deschampsia borealis — Artemisia tilesii — A. arctica — мхи; асс. Deschampsia borealis — Alopecurus alpinus — Arctagrostis latifolia — Artemisia tilesii — мхи; асс. Deschampsia borealis — Alopecurus alpinus — Salix polaris — мхи; асс. Arctagrostis latifolia — Nardosmia frigida — Rumex arcticus — Primula tschuktschorum — Alopecurus alpinus — мхи; асс. Nardosmia frigida — Rumex arcticus — Poa arctica — мхи; асс. Luzula confusa — Deschampsia borealis — Artemisia tilesii — мхи; асс. Alopecurus alpinus — Deschampsia borealis — Luzula nivalis — мхи; асс. Luzula nivalis — Arctagrostis latifolia — Salix polaris — мхи — лишайники. Почти постоянны во всех перечисленных ассоциациях *Pedicularis sudetica*, *Arctagrostis latifolia*, *Salix polaris*, *Juncus biglumis*, *Stellaria edwardsii*, *Poa arctica*. Состав мхов и лишайников сильно варьирует, но наиболее обычны *Dicranum elongatum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*. Располагаясь вдоль трещин, мхи, лишайники и цветковые образуют довольно плотную дернину, покрывающую от 15 до 40 % поверхности почвы.

На повышенных и более дренированных участках северной равнины обычны полигональные и пятнистые варианты травяно-мохово-лишайниковых тундр, в которых наиболее часто доминируют *Carex lugens*, *Luzula confusa*, *L. arctica*, *Arctagrostis latifolia*, *Salix polaris*, *Deschampsia borealis* и очень обычны *Nardosmia frigida*, *Alopecurus alpinus*, *Lagotis minor*, *Saxifraga serpyllifolia*, *Minuartia macrocarpa*, *Artemisia arctica*, из мхов — *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Polytrichum alpinum* и *Dicranum elongatum*, из лишайников — *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *Thamnolia vermicularis*. Общее покрытие растительностью колеблется от 20 до 60 %.

В депрессиях и небольших западинах, как правило, формируются травяно-моховые сообщества со сплошным задернением. В них доминируют *Carex stans*, *Eriophorum polystachyon*, *E. medium*, *Dupontia fisheri*, *Pleuropogon sabinii*, весьма обильны также *Rumex arcticus*, *Pedicularis sudetica* и др. В напочвенном ярусе наиболее обычны *Drepanocladus uncinatus*, *D. revolvens*, *Calliergon sarmentosum*, *C. cordifolium*, *Campylium stellatum*. Заметную роль в ландшафтах Северного района играют многочисленные, но в основном небольшие и неглубокие тундровые озера, часть которых наполняется весной талыми водами, но во второй половине лета они обычно пересыхают. По краям таких озерков часты заросли *Arctophila fulva*, *Dupontia fisheri*, *Senecio congestus*, *Pleuropogon sabinii*, *Eriophorum scheuchzeri*. Здесь же нередко в обилии отмечаются *Ranunculus gmelinii*, *R. hyperboreus*, *Nardosmia frigida*, *Caltha caespitosa*.

На большей части северного побережья участки илистых наносов чередуются с песчано-галечными пляжами, и нередко галечные косы отгораживают от моря узкие мелководные лагуны, по берегам которых селятся немногочисленные галофиты, такие как *Stellaria humifusa* и *Puccinellia phryganodes*. Намытые галечники местами заселены очень пестрым набором цветковых, обычных на щебнистых субстратах по всему острову: *Androsace ochotensis*, *Artemisia borealis*, *Cerastium beeringianum*, *Draba subcapitata*, *Erysimum pallasii*, *Luzula confusa*, *Minuartia rubella*, *Oxytropis czukotica*, *Potentilla hyparctica*, *Papaver polare*, *Saxifraga caespitosa*.

В южной части района, где равнина постепенно переходит в невысокие гряды-предгорья, наиболее дренированные и открытые участки нередко заняты полигональными или пятнистыми вариантами травяно-кустарничковых тундр, в которых доминируют *Dryas punctata*, *Carex lugens*, *Salix reptans*. Задернованность таких участков — 30—60 %. На более защищенных от ветров местообитаниях — по бортам ложбин и склонам террас — развиты разнотравные группировки или травяно-дриадовые тундры с преобладанием *Dryas punctata*, *Arctagrostis arundinacea*, *Valeriana capitata*, *Nardosmia frigida* и др. На выходах карбонатных пород при аналогичном рельефе повышения заняты куртинными дриадовыми тундрами, где наиболее обильны *Dryas chamissonis*, *Parrya nudicaulis*, *Potentilla uniflora*, *Saxifraga oppositifolia*, а в понижениях нередки бугорковые тундры с господством *Dryas integrifolia*, *Lloydia serotina*, *Salix rotundifolia* и др. В целом Северный район характеризуется абсолютным преобладанием травяных тундр, среди которых наибольшие площади занимают полигональные суглинистые варианты. Следует отметить крайне незначительную роль мхов и лишайников в большинстве растительных сообществ.

Восточный район представляет собой слаборасчлененное плато со средними высотами от 200 до 400 м над ур. м. и с отдельными повышениями до 600 м. Борта долин рек и ручьев в большинстве случаев террасированы. На выровненных поверхностях вершин и террас россыпи камней и щебня чередуются с участками мелкозема. Крутые склоны террас покрыты крупным обломочным материалом, а пологие обычно перекрыты щебнисто-суглинистыми делювиальными отложениями. Большинство речных долин в районе ориентированы на север и восток, и зимой при сильных ветрах в них наметаются большие массы снега, медленно тающие в течение всего лета. Частые туманы в летнее время также являются важным климатическим фактором. На щебнистых и каменистых вершинах и террасах господствуют редкотравные и лишайниковые тундры. Среди лишайников доминируют *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. nivalis*, *Cladonia sylvatica*, *C. rangiferina*. На мелком щебне более обычны сообщества с доминированием *Cornicularia divergens*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*. Общее покрытие варьирует от 20 до 100 %. Число видов цветковых невелико.

В целом Восточный район характеризуется преобладанием травяно-лишайниковых и травяно-мохово-лишайниковых сообществ со сравнительно бедным набором видов цветковых и господствующей ролью лишайников и мхов в растительном покрове.

Южный район включает прибрежную равнину южной части острова и примыкающие к ней с севера горные гряды, максимальные высотные отметки которых находятся в пределах 200—700 м над ур. м. Район охватывает низовья рек Неожиданной, Мамонтовой, Сомнительной и Хищников. Его восточная часть имеет ясно выраженный уклон к морю, хорошо дренирована, и здесь почти не встречаются переувлажненные участки. Западная же часть плоская, сложенная суглинками, на всем протяжении изобилует мелководными озерками и депрессиями, почти все лето заполненными талыми водами. Практически вся равнина закрыта горами от северных ветров, но не защищена от летних морских туманов. Наиболее благоприятны для растительности условия в предгорной части равнины у подножий южных склонов гор. Здесь на делювиальных шлейфах нередко большие площади занимают щебнистые ивково-травяные тундры, в которых доминантами выступают *Salix glauca*, *S. reptans*, очень обильны *Dryas punctata*, *Salix phlebophylla*, почти постоянно в значительном обилии встречаются *Carex rupestris*, *Pedicularis langsdorfii*, *Parrya nudicaulis*, *Oxytropis czukotica*, *O. wrangelii*, как правило, обычны *Artemisia furcata*, *Astragalus alpinus*, *Luzula confusa*, *Puccinellia colpodioides*, *Cerastium beeringianum* и др. Гораздо реже (на менее дренированных местообитаниях) можно встретить сомкнутые сообщества с господством *Salix pulchra*, *Carex lugens* и мхов с постоянным участием *Nardosmia frigida*, *Poa arctica*, *Arctagrostis latifolia*, *Rumex arcticus*, *Saxifraga nelsoniana*, *Valeriana capitata*. Широко представлены в предгорной полосе разные варианты дриадовых тундр. Очень своеобразны по составу травяно-дриадовые сообщества на карбонатных породах с общим покрытием 60—70 %. Около $^2/_3$ всей растительной массы в них приходится на долю основных доминантов — *Dryas chamissonis*, *D. integrifolia*, *Salix rotundifolia*. В составе дернины значительна роль обильных здесь *Carex rupestris*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. hirculus*, *Astragalus umbellatus*, *Minuartia macrocarpa*, *Artemisia arctica*, *Dicranum* sp. sp., *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Thamnolia vermicularis*. Очень богато представлено разнотравье: в числе 30—40 постоянных компонентов *Artemisia borealis*, *Carex misandra*, *Castilleja elegans*, *Draba macrocarpa*, *Androsace chamaejasme*, *Rumex acetosa*, *Papaver atrovirens*, *Saxifraga nivalis*, *Senecio frigidus* и др. На некарбонатных породах основные доминанты травяно-дриадовых тундр — *Dryas punctata*, *Salix phlebophylla*, *S. polaris*, а разнообразие и обилие видов разнотравья значительно меньше, чем на карбонатах.

На менее дренированных участках равнины наиболее часто встречаются и занимают наибольшие площади мелкобугорковые травяные или кустарничково-травяные тундры с господством *Carex lugens*, дающего 40—50 % покрытия (при общем 60—80 %). В разных вариантах этих тундр в роли содоминантов выступают *Arctagrostis latifolia*, *Salix polaris*, *S. reptans*, *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia cespitosa*, *Dryas punctata* и весьма обычны *Poa arctica*, *Stellaria ciliatosepala*, *Luzula arctica*, *L. confusa*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. serpyllifolia*, *Senecio atropurpureus*. В напочвенном покрове доминируют *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum* sp. sp. Тундры подобного типа обычны на пологих склонах в западной и центральной частях острова. Их характеристика приводилась ранее (Петровский, 1967). Почти так же широко на прибрежной равнине распространены травяные тундры, где доминируют *Arctagrostis latifolia* и *A. arundinacea*. Злаково-разнотравные сообщества с этими доминантами обычно приурочены к слабозаснеженным зимой и слабоувлажняемым летом суглинистым участкам, роль мхов и лишайников в них крайне незначительна, а состав разнотравья широко варьирует. Два варианта таких сообществ были описаны в цитированной выше работе (Петровский, 1967), а в Южном районе вариации арктополевицево-разнотравных тундр исчисляются десятками. В частности, очень своеобразны по облику и составу сообщества, где содоминируют *Arctagrostis arundinacea*, *Artemisia tilesii* и *A. arctica* в обильном сопровождении ярко цветущих видов разнотравья: *Pedicularis sudetica*, *Polemonium boreale*, *Senecio frigidus*, *Saxifraga hirculus* и др. Ближе к побережью на приморских террасах нередко встречаются разнообразные группировки без ярко выраженных доминантов. Здесь наиболее обильны *Artemisia borealis*, *A. arctica*, *Poa alpigena* и повсеместны *Artemisia furcata*, *Deschampsia borealis*, *Cerastium beeringianum*, *Rhodiola rosea*, *Valeriana capitata*. Мхи и лишайники дают не более 5 % покрытия, а общее покрытие растительностью составляет 50—70 %. Многочисленные варианты таких разнотравных тундр особенно широко представлены в западной части района на умеренно дренированных суглинистых участках равнины. В депрессиях и ложбинах стока развиты сырые травяные тундры с господством *Eriophorum polystachyon*, *Carex stans* или *Dupontia psilosantha*, аналогичные описанным ранее тундрам в центральной части острова (Петровский, 1967).

Очень пестрая мозаика растительности наблюдается на склонах первой гряды гор и сравнительно невысоких холмов, примыкающих к равнине с севера. У подножий южных склонов обычны кустарничково-травяно-моховые группировки с обилием *Salix pulchra*, *S. glauca*, *S. phlebophylla*, *Cassiope tetragona*, *Dryas punctata*, *Poa alpigena*, *P. arctica*, *P. glauca*, *Carex podocarpa* и многочисленных видов разнотравья. В напочвенном покрове заметно преобладают *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens* и *Tomenthypnum nitens*, образуя с цветковыми сплошную дернину. На более дренированных участках преобладают богаторазнотравные лугово-тундровые сообщества с обилием *Oxytropis wrangelii*, *O. uschakovii*, *Valeriana capitata*, *Pedicularis villosa*, *P. verticillata*, *Polemonium boreale*, *Papaver lapponicum*, *Castilleja elegans*, *Myosotis asiatica*, *Parrya nudicaulis* и др.

В нижних частях южных склонов также господствуют травяные группировки с широко варьирующим составом доминантов; иногда среди них на первом месте по обилию оказывается *Carex obtusata* (до cop.$_3$—soc.), иногда — *Poa glauca*, *Carex rupestris* или *Bromus pumpellianus*, нередко обильны также *Festuca lenensis* и *Koeleria asiatica*, *Potentilla crebridens* и *Artemisia arctica*, реже — *Kobresia myosuroides*, *Carex podocarpa*, *Papaver pulvinatum*. Постоянно, хоть и в небольшом обилии в этих сообществах встречаются *Selaginella sibirica*, *Saussurea tilesii*, *Silene repens*, *Saxifraga nivalis*, *Potentilla uniflora*, *Claytonia arctica*, *Erigeron komarovii*, *Artemisia furcata*, *A. glomerata*. Общее покрытие — 60—90 %. Роль мхов ничтожна, лишайники (*Cetraria cucullata*, *Thamnolia vermicularis*) отмечаются лишь небольшими группами — sol. gr.

В средних и верхних частях южных склонов преобладают щебнистые разнотравные тундры с общим покрытием 30—50 %. Основу растительного покрова составляют *Poa glauca*, *P. malacantha*, *Carex rupestris*, *Hierochloë alpina*, *Trisetum spicatum*, *Luzula confusa*, *Cerastium beeringianum*, *Saxifraga funstonii*, *Potentilla uniflora*, *Oxytropis czukotica*, *Artemisia borealis*, *A. furcata*. В заметном обилии иногда отмечаются *Bromus arcticus*, *Festuca rubra*, *Poa alpigena*, *Roegneria villosa*, *Claytonia arctica*, *Stellaria edwardsii*, *Papaver multiradiatum*, *Chamerion latifolium*, *Saussurea tilesii*, *Taraxacum lateritium*.

На обдуваемых ветрами вершинах и привершинных участках склонов широко развиты редкотравные тундры с общим покрытием 15—30 %. Наиболее обычны и обильны здесь *Hierochloë alpina*, *Luzula confusa*, *Festuca brevissima*, *Saxifraga funstonii*, *Oxytropis czukotica*, *Lloydia serotina*, *Potentilla elegans*, *Eritrichium sericeum*, *Papaver polare*, *Minuartia rubella*. В депрессиях вершин и на уступах склонов нередко отмечаются участки кустарничково-травяных тундр с доминирующими *Salix phlebophylla* и *Dryas punctata*. В растительной дернине, дающей до 70 % покрытия, кроме названных доминантов, заметную роль играют *Salix polaris*, *Poa arctica*, *P. alpigena*, *Hierochloë alpina*, *Luzula confusa*, *Carex rupestris*, *Saxifraga funstonii*, *Cerastium beeringianum*, а также *Cetraria cucullata*, *C. islandica* и ряд других видов.

В глубоких ложбинах и у подножий крутых склонов — в местах образования снежных забоев — часто формируются травяные группировки, облик которых определяется обилием яркоцветущих видов: *Hedysarum arctica*, *Astragalus umbellatus*, *Papaver lapponicum*, *Pedicularis verticillata*, *Myosotis asiatica*, *Ranunculus turneri*, *Erigeron komarovii*, *Taraxacum sibiricum*, *Primula borealis*, *Polemonium acutiflorum*, *Potentilla hyparctica*, *Sanguisorba officinalis*, *Polygonum ellipticum*, *Cerastium maximum*.

На участках с интенсивной солифлюкцией, обычных в районах выходов карбонатных суглинков, весьма характерны полигональные редкотравные тундры (15—30 % покрытия), где постоянно встречаются *Puccinellia colpodioides*, *Festuca baffinensis*, *Roegneria villosa*, *Poa vrangelica*, *Braya purpurascens*, *B. pilosa*, *Potentilla uniflora*, *P. vahliana*, *Poa abbreviata*, *Minuartia rossii*, *Papaver atrovirens*, *Saxifraga oppositifolia*, *Draba barbata*, *Taraxacum phymatocarpum*. Иногда на таких участках в заметном обилии отмечаются *Salix rotundifolia* и *Dryas integrifolia*.

На пойменных террасах и галечниках рек, пересекающих прибрежную равнину, селится множество видов, не образующих сколько-нибудь устойчивых сочетаний вследствие специфики местообитаний. Наиболее характерны на аллювиях *Artemisia borealis*, *Papaver gorodkovii*, *Chamerion latifolium*, *Saxifraga caespi-*

tosa, *Poa vrangelica*, *P. abbreviata*, *Alopecurus alpinus*, *Polygonum viviparum*, *Astragalus alpinus*.

Характерным элементом южного побережья острова являются песчано-галечные косы и мелководные лагуны. Берега лагун и косы заселены довольно стабильным набором цветковых. Чаще других здесь отмечаются *Leymus interior*, *Phippsia algida*, *Puccinellia angustata*, *P. phryganodes*, *P. tenella*, *Salix ovalifolia*, *Honkenya peploides*, *Stellaria humifusa*, *Papaver radicatum*, *Draba arctogena*, *Rhodiola rosea*, *Saxifraga arctolitoralis*, *Potentilla pulchella*, *Oxytropis gorodkovii*, *Androsace ochotensis*, *Mertensia maritima*, *Artemisia borealis*, *Taraxacum hyparcticum*.

В общем Южный район отличается преобладанием суглинистых и щебнисто-суглинистых травяных тундр на равнине и щебнистых травяно-кустарничковых и редкотравных в предгорной полосе.

Западный район охватывает гористые территории, примыкающие к западному побережью острова и включающие полностью бассейн р. Гусиной, бо́льшую часть бассейна р. Неожиданной и верховья р. Мамонтовой (Западное плато, горы Безымянные). Многие горные гряды и вершины достигают высоты 600—700 м над ур. м. Закрытые от ветров долины сравнительно малоснежны зимой, а летом защищены от туманов и заметно отличаются сухостью от охарактеризованных выше районов. Через весь район с запада на восток протянулась широкая (в несколько километров) полоса выходов палеозойских пород, богатых карбонатами. Продукты разрушения этих пород выносятся водными потоками на значительные расстояния, и их влияние на окружающую растительность ощущается далеко вокруг. В этой полосе в условиях умеренного увлажнения на пологих склонах, террасах и вершинах невысоких плато преобладают кустарничковые тундры с *Dryas chamissonis*, *D. integrifolia* и *Salix rotundifolia*. В разных вариантах в числе доминантов отмечаются *Salix glauca*, *Saxifraga oppositifolia*, *Puccinelia colpodioides*. Покрытие растительностью в тундрах этого типа широко варьирует — от 60—80 % в пятнистых вариантах, до 25—30 в трещинно-полигональных. Пятнистые тундры преобладают на склонах северных румбов, трещинно-полигональные — на вершинах и южных склонах. На шлейфах и древних террасах очень часто встречаются обширные участки богаторазнотравных тундр, в составе которых отмечено не менее 50 видов цветковых. По видовому составу и красочности эти сообщества не имеют аналогов в тундровой растительности евразиатской Арктики.

В обилии сор. $_{1-2}$ здесь произрастают *Carex rupestris*, *Poa alpigena*, *P. glauca*, *Roegneria villosa*, *Puccinellia colpodioides*, *Lloydia serotina*, *Claytonia arctica*, *Papaver pulvinatum*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. hirculus*, *Potentilla vahliana*, *P. uniflora*, *Oxytropis wrangelii*, *O. maydelliana*, *O. gorodkovii*, *Castilleja elegans*, *Artemisia richardsoniana*, *A. tilessii*; sp. — *Artemisia furcata*, *Androsace chamaejasme*, *Cerastium beeringianum*, *Draba cinerea*, *Deschampsia borealis*, *Erigeron komarovii*, *Festuca baffinensis*, *F. hyperborea*, *Kobresia myosuroides*, *Myosotis asiatica*, *Poa arctica*, *Polygonum viviparum*, *Ranunculus affinis*, *Rumex acetosa*, *Saxifraga nivalis*, *S. monticola*, *Thalictrum alpinum*, *Trisetum spicatum*, *Valeriana capitata*, *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *Dicranum* sp. sp.

В условиях сильного дренажа и отсутствия регулярного подтока влаги с расположенных выше участков на аналогичных элементах рельефа более обычны травяные тундры своеобразного ксерофитного облика с подушковидными *Cerastium bialynickii*, *Minuartia rossii*, *Saxifraga oppositifolia*, *Potentilla vahliana*, *Eritrichium sericeum*, *Oxytropis gorodkovii*. Общее покрытие растительностью — 20—50 %. Зачастую основная масса растений размещается вдоль узких желобов стока, образуя характерные полосы дернины (полосчатые тундры). Основу дернины составляют *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *C. islandica*, *Dicranum* sp., а из цветковых — *Artemisia furcata*, *A. richardsoniana*, *Draba barbata*, *Puccinellia colpodioides*, *Roegneria villosa*, *Saxifraga monticola*, *Poa abbreviata*, *P. glauca*, *Carex rupestris*, *Festuca baffinensis*, *F. hyperborea*.

Весьма сходный облик имеет и растительность вершин невысоких гребней и увалов, где покрытие лишь местами достигает 40—45 %, а обычно колеблется в пределах 5—20. На вершинах также характерно присутствие подушечных форм *Artemisia glomerata*, *A. richardsoniana*, *Androsace ochotensis*, *Cerastium bialynickii*, *Oxytropis gorodkovii*, *Papaver* sp. sp., *Potentilla uniflora*, *Saxifraga caespitosa*, *S. oppositifolia*. Кроме перечисленных видов, наиболее часто отмечаются *Artemisia furcata*, *Festuca hyperborea*, *Lloydia serotina*, *Poa abbreviata*, *Puccinellia colpodioides*, *Parrya nudicaulis*. В этих редкотравных тундрах постоянно встречаются лишайники *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Alectoria ochroleuca* (в обилии cop.$_1$ — sp.).

В нижних частях и у оснований склонов, где зимой скапливается много снега, а летом имеет место почти постоянный подток почвенной влаги с вышележащих участков, развиты бугорковые дриадовые тундры с почти сплошным задернением, которое создают *Dryas integrifolia*, *Salix rotundifolia*, *Saxifraga oppositifolia*. Постоянно в этом типе сообществ встречаются *Astragalus alpinus*, *Oxytropis wrangelii*, *Parrya nudicaulis*, *Pedicularis langsdorffii*, *Puccinellia colpodioides* и небольшие пятна лишайников *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*. В аналогичных местообитаниях на выходах некарбонатных пород наиболее часто формируются группировки из красочного разнотравья, где обычны и обильны *Artemisia arctica*, *A. tilesii*, *Equisetum arvense*, *Festuca rubra*, *Myosotis asiatica*, *Oxyria digyna*, *Papaver lapponicum*, *Polygonum ellipticum*, *Rumex acetosa*, *Salix polaris*, *Saxifraga hieracifolia*, *Thalictrum alpinum*.

На террасах ручьев и рек на карбонатном аллювии часто встречаются дриадовые тундры, где господствует *Dryas chamissonis* (покрытие до 60 %), обильны *Carex misandra*, *Parrya nudicaulis*, *Oxytropis wrangelii*, *Saxifraga oppositifolia* и постоянно отмечаются *Chamerion latifolium*, *Luzula nivalis*, *Pedicularis langsdorffii*, а в напочвенном покрове обычны *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *C. islandica*, *Dactylina arctica*, *Dicranum* sp. sp.

На вершинах гребней и невысоких водораздельных плато, сложенных некарбонатными породами, доминируют лишайники *Cornicularia divergens* и *Alectoria ochroleuca* (их общее покрытие — 40—70 %). Среди цветковых наиболее обильны *Carex rupestris*, *Claytonia arctica*, *Festuca hyperborea*, *Oxytropis czukotica*, *Papaver radicatum*, *Poa glauca*. Такие же травяно-лишайниковые сообщества часто занимают дренированные уступы горных террас. Растительная дернина здесь покрывает от 50 до 80 % площади.

На южных сильно дренированных склонах чаще всего встречаются разнотравно-лишайниковые сообщества с обилием осочек — *Carex rupestris* и *C. obtusata* и красочного разнотравья — *Castilleja elegans*, *Erigeron komarovii*, *Myosotis asiatica*, *Oxytropis maydelliana*, *O. czukotica*, *Papaver pulvinatum*, *Pedicularis verticillata*, *Thalictrum alpinum*. Здесь же обычны *Artemisia furcata*, *A. borealis*, *Campanula uniflora*, *Poa malacantha*, *Saxifraga nivalis*. Общее покрытие растительностью — 50—65 %, бо́льшую часть дернины составляют *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. nivalis*, *Thamnolia vermicularis*.

На северных склонах в аналогичных условиях наиболее часты щебнистые травяно-мохово-лишайниковые тундры, где доминируют *Hierochloë alpina*, *Luzula confusa*, *Minuartia macrocarpa*, *Oxytropis czukotica*, *Saxifraga funstonii*, *S. serpyllifolia* и очень обычны *Claytonia arctica*, *Lloydia serotina*, *Luzula nivalis*, *Poa arctica*, *Salix polaris*. Основу дернины составляют *Alectoria ochroleuca*, *Cornicularia divergens*, *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata* и др., *Polytrichum* sp. и *Racomitrium* sp.

На пологих склонах и террасах, где материнские породы перекрыты некарбонатным щебнисто-суглинистым делювием, обширные пространства заняты кустарничково-травяными тундрами, в которых сомкнутость мохово-лишайниковой дернины сильно варьирует в зависимости от условий увлажнения (покрытие — 40—80 %). При сравнительно однородном флористическом составе эти тундры физиономически очень разнообразны: отмечаются трещинно-полигональные, суглинисто-пятнистые, щебнисто-куртинные варианты. Основными доминантами здесь выступают *Salix glauca*, *S. reptans*, *Carex lugens*, *Dryas punctata*, реже — *Salix pulchra*, *Arctagrostis latifolia*, *Deschampsia cespitosa*. Часто встречаются и неоднократно сменяют друг друга сообщества с такими доминантами: асс. Salix glauca — Dryas punctata — Carex lugens — Oxytropis maydelliana; асс. Salix reptans — Dryas punctata — Carex lugens — Oxytropis maydelliana;

асс. Salix pulchra — Dryas punctata — Carex lugens — Oxytropis maydelliana. Пятнистые бугорковые тундры сходного состава и структуры широко распространены в северной части района, где в заметном обилии обычно растут *Minuartia macrocarpa*, *Astragalus umbellatus*, *Artemisia furcata*.

Щебнистые участки, как правило, заняты травяно-лишайниковыми сообществами с доминирующими *Cornicularia divergens*, *Alectoria ochroleuca* и обильными *Saxifraga funstonii*, *Minuartia macrocarpa*, *Hierochloë alpina*, *Oxytropis czukotica*. В сырых депрессиях чаще всего отмечаются травяно-моховые группировки с господством *Carex stans*, *Eriophorum polystachyon*, *Dupontia psilosantha*, с обилием *Hierochloë pauciflora*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Drepanocladus* sp. В самой северной части района тундры подобного типа занимают значительные площади. Заметную роль в их сложении играют также *Eriophorum medium*, *Caltha arctica*, *Nardosmia frigida*. Покрытие растительностью — 90—100 %.

В южной части района в широких долинах обычны злаково-разнотравные сообщества, в которых почти повсеместно доминируют *Arctagrostis latifolia* и *Deschampsia cespitosa*. Местами также обильны *Alopecurus alpinus* и *Calamagrostis holmii*. Широко варьирует состав разнотравья: среди наиболее обычных и обильных видов *Artemisia arctica*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Minuartia macrocarpa*, *Lagotis minor*, *Nardosmia frigida*, *Papaver radicatum*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga hirculus*, *Valeriana capitata*.

На речных террасах иногда отмечаются заросли *Salix lanata* высотой до 1 м. Чаще всего они приурочены к подножиям северных склонов, где подток талых вод происходит в течение всего вегетационного периода.

Западный район отличается от всех остальных большей сухостью и соответственно более широким развитием сухих травяных тундр в его средней и южной частях, очень незначительной ролью мхов и лишайников в напочвенном покрове.

Центральный район включает всю срединную часть острова. Рельеф этой территории чрезвычайно многообразен. Массив Центральных гор, возвышающихся на 800—1100 м над ур. м., к западу, югу и востоку очень постепенно переходит в более низкие гряды и лишь к северу довольно резко обрывается, соседствуя с широкой древней межгорной долиной, тянущейся с запада на восток и закрытой с севера сравнительно невысокой грядой гор. Почти все крупнейшие реки острова берут начало в Центральном районе, образуя сложную гидрографическую сеть. Как и в западной части, в центре острова характер ландшафтов на значительной территории определяется спецификой палеозойских пород, выходящих на поверхность. Разнообразие растительных сообществ достигает здесь своего максимума. Довольно часто растительность во многом сходна с таковой в Западном районе. На карбонатных суглинках здесь встречаются аналогичные уже отмеченным выше кустарничковые тундры с *Dryas integrifolia*, *Salix rotundifolia*, *Saxifraga oppositifolia*. Состав и структура этих сообществ одинаковы в западной и центральной частях острова. Точно так же и на некарбонатных субстратах в сходных местообитаниях одни и те же типы сообществ отмечались в западной, центральной и южной частях острова. Многие из этих сообществ были описаны в упоминавшейся работе (Петровский, 1967), и ниже я остановлюсь на характеристике более специфических и не столь широко распространенных ассоциаций, придающих некоторое своеобразие ландшафтам этого района. Наиболее интересной в этом отношении является часть долины древней р. Палеоклер, ставшая ныне водоразделом рек Тундровой, Мамонтовой и Неизвестной. На днище долины, где давно прекратился процесс накопления аллювия, широко распространены редкотравные тундры. Древние галечники покрыты растительностью на 10—20 %. Местами доминируют *Roegneria villosa*, *Festuca rubra* и довольно часто встречаются *Erigeron komarovii*, *Senecio hyperborealis*, *Koeleria asiatica*. Очень немногочисленны, но постоянны *Artemisia furcata*, *A. glomerata*, *Bromus pumpellianus*, *Castilleja elegans*, *Oxytropis wrangelii*, *Parrya nudicaulis*, *Pedicularis villosa*, *Poa abbreviata*, *Potentilla uniflora*. Несколько иной набор видов отмечается на низких древних террасах долины. При таком же незначительном покрытии растительностью более обильны *Poa glauca*, *Puccinellia colpodioides*, *Artemisia richardsoniana* и весьма обычны *Cni-*

dium cnidiifolium, *Astragalus richardsonii*, *Oxytropis gorodkovii*, *Trisetum spicatum*. Очень характерны, хотя и малочисленны *Braya pilosa*, *B. purpurascens*, *Draba barbata*, *Poa hartzii*, *Taraxacum hyparcticum*. На террасах более высоких уровней наиболее обычны сообщества, в составе которых доминирующую роль играет *Salix glauca*, образующий несомкнутый кустарниковый ярус из разреженно стоящих куртин высотой до 50—70 см. Среди травянистых компонентов в таких сообществах наиболее обильны *Pedicularis langsdorffii*, *Artemisia borealis*, *Valeriana capitata*. Куртинки мхов и лишайников встречаются лишь кое-где под защитой кустов. Чаще других отмечаются *Polytrichum strictum*, *Tomenthypnum nitens*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*. Группировки с *Salix glauca* обычны и в других частях острова, их многообразие поразительно. Но особенно своеобразны они в центральной части острова. Еще Городков (1958а) обратил внимание на почти полное отсутствие мохово-лишайниковой дернины в подобных сообществах. Набор травянистых растений варьирует в зависимости от местных условий. Очень красочны сообщества с обилием остролодочников — *Oxytropis middendorffii*, *O. uschakovii*, *O. wrangelii* и *Castilleja elegans*. При общем покрытии 30—35 % во время цветения доминирующих видов эти тундры образуют красочный ковер, издали создающий впечатление полной задернованности поверхности грунта.

Чрезвычайно разнообразна растительность на шлейфах по бортам долин.

Сплошь задернованные склоны древних речных террас нередко заселены полидоминантными разнотравными группировками, в составе которых одновременно отмечается до 50 видов. Среди них наиболее обычны и характерны *Antennaria friesiana*, *Armeria maritima*, *Astragalus alpinus*, *Cerastium arvense*, *Artemisia arctica*, *A. tilesii*, *Androsace chamaejasme*, *Festuca rubra*, *Carex podocarpa*, *Lychnis villosula*, *Hedysarum arcticum*, *Cnidium cnidiifolium*, *Gentiana tenella*, *Myosotis asiatica*, *Potentilla hyparctica*, *P. arenosa*, *Rumex acetosa*, *Saxifraga hieracifolia*, *Papaver lapponicum*, *Taraxacum ceratophorum*.

Бóльшая по сравнению с остальными районами острова заснеженность территории центральной части в сочетании с более теплым в летнее время микроклиматом обусловили сохранение здесь участков кустарничковых тундр с *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* и *Ledum decumbens*. Правда, участки эти очень малы по площади и зачастую могут рассматриваться лишь как фрагменты ассоциаций, но состав и структура их совершенно сходны с аналогичными ценозами на Чукотке. В кустарничковых сообществах, сформировавшихся на южных склонах на выходах темноцветных сланцев, мы находим *Salix phlebophylla* и *Dryas punctata* (cop.$_2$), *Vaccinium uliginosum* (cop.$_1$), *Carex rupestris*, *Cassiope tetragone*, *Hierochloë alpina*, *Oxytropis czukotica* (sp.), *Artemisia furcata*, *Festuca brachyphylla*, *Ledum decumbens*, *Luzula confusa*, *Pedicularis amoena*, *Poa malacantha*, *Saxifraga funstonii*, *Trisetum spicatum* (sol.). Сохранение небольших участков этой ассоциации в разных частях района указывает на то, что в прошлом этот тип сообществ занимал большие пространства, а сейчас может рассматриваться как реликтовый. К числу реликтовых сообществ следует отнести также осоково-разнотравные группировки с обилием *Potentilla wrangelii* и редкотравные тундры с участием *Poa hartzii*. Уникальны по своей структуре и составу сформировавшиеся на известняках полосчатые тундры с ассоциацией Salix rotundifolia — Dryas integrifolia — Saxifraga oppositifolia с участием *Gastrolychnis apetala*, *Minuartia rossii*, *Poa vrangelica*, *Taraxacum phymatocarpum* и ряда других редких видов.

Основные черты растительности острова определяются прежде всего высокой степенью континентальности климата. Этим в значительной мере объясняются весьма скромная роль в растительном покрове мхов и лишайников и широкое распространение на острове полидоминантных травяных сообществ с обилием ксерофитов. По той же причине ничтожно мал в растительном покрове удельный вес гипоарктических кустарничков. Горный массив, занимающий бóльшую часть острова, аккумулирует зимой значительные массы снега, таяние которых обеспечивает влагой обширные территории, примыкающие к горам. Именно здесь наиболее широко распространены кустарничково-травяно-моховые сообщества, характерные для плакорных гипоарктических тундр в районах с менее континентальным климатом (Матвеева и др., 1973; Александрова, 1977).

Богатые карбонатами палеозойские породы, широкой полосой выходящие на поверхность в осевой части массива, оказывают сильное влияние на флористический состав и характер почвообразовательных процессов. В этой части острова господствуют кустарничковые тундры с доминирующими *Dryas integrifolia*, *D. chamissonis*, *Salix rotundifolia* и *Saxifraga oppositifolia*, аналогичные тундрам, широко распространенным на западных островах Канадского арктического архипелага в районах выходов палеозоя, но не встречающимся в арктической Азии к западу от о. Врангеля.

Таким образом, растительность острова представляет собой неповторимое сочетание элементов растительности, характерных, с одной стороны, для арктических тундр Канадского арктического архипелага, с другой — свойственных арктическим тундрам Таймыра и Новосибирских островов и, наконец, самобытного комплекса субарктических и арктических сообществ, сформировавшегося на основе богатой и своеобразной флоры острова. Поэтому представляется вполне естественным и правомерным выделение острова в отдельную геоботаническую подпровинцию (Александрова, 1977).

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. (Комаровские чтения. XXIX.) Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Городков Б. Н.* Почвенно-растительный покров острова Врангеля. — В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение, вып. 3. Л.: Наука, 1958а, с. 5—58. — *Городков Б. Н.* Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере острова Врангеля. — В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение, вып. 3. Л.: Наука, 1958б, с. 59—94. — *Матвеева Н. В.*, *Полозова Т. Г.*, *Благодатских Л. С.*, *Дорогостайская Е. В.* Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, вып. 2. Л.: Наука, 1973, с. 7—49. — *Петровский В. В.* Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 3, с. 332—343.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 IX 1984.

SUMMARY

Due to the mountainous relief, ecologo-climatic conditions in different regions of the Wrangel Island are quite different. Respectively, five landscape-climatic regions of the Island are dominated by different community types. The basis of the vegetation in the northern plain region is made up by the herbaceous communities with low projective covers. The major role in the eastern region is played by herb-lichen and herb-moss-lichen communities. The southern region is characterized by a wide spread of herb-dwarf fshrub tundras with *Dryas punctata*, *Salix phlebophylla*, and *S. polaris*. The western region is characterized by the dominance of herbaceous and herb-dwarf tundras with *Dryas chamissonis*, *Salix reptans*, *S. glauca*, *S. rotundifolia* and numerous herbs. The vegetation of the central region is marked for the great variety of combinations of shrubs (with *Salix lanata*, *S. glauca*), dwarf shrubs (with *Dryas integrifolia*, *D. chamissonis*, *Salix rotundifolia*) and herbaceous communities of various composition. In general, the vegetation of the Island represents a unique combination of various vegetational elements, which are characteristic of the Arctic tundras of Taimyr, Novosibirsk Islands and the Canadian Arctic archipelago Islands with peculiar communities, that had been formed in the Island on the basis of the original local flora.

УДК 581.524.34 : 581.9 (470.41)

В. Т. Шаландина

ВЛИЯНИЕ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ТАТАРИИ

SHALANDINA V. T. THE IMPACT OF HUMAN ECONOMIC ACTIVITY UPON THE VEGETATIONAL COVER OF THE TARTAR REPUBLIC

Растительный покров Среднего Поволжья, Татарии в частности, оказался под воздействием человека с древнейших времен. Это воздействие возрастало по мере развития материальных культур. На примере палинологического изучения погребенных почв в лесостепной подзоне и культурных слоев почв в лесной зоне Татарии показано антропогенное изменение растительного покрова. Наиболее крупные антропогенные преобразования естественных ландшафтов рассматриваемой территории начали проявляться с XVIII в.

В голоцене происходили существенные изменения природной среды (значительные колебания климата, изменения растительного и животного мира, почв, гидрологического режима) и интенсивное развитие человеческого общества. Человеческое общество и природная среда издавна находились в тесной взаимной связи. Природная среда всегда влияла на человека, в значительной степени определяя направление его хозяйственной деятельности. Человек в свою очередь оказывал влияние на естественные ландшафты. Степень и формы взаимозависимости природы и деятельности людей не были одинаковыми на разных этапах истории.

Проследить характер воздействия человека на природу на самых ранних этапах помогают археологические материалы о хозяйственной деятельности и распределении населения в те далекие исторические периоды.

Среднее Поволжье — район, интенсивно осваиваемый человеком с глубокой древности. История древнего населения этого региона изучена достаточно хорошо (Халиков, 1969; Халиков и др., 1980).

Несмотря на примитивность хозяйственной деятельности, человек палеолита—мезолита активно воздействовал на растительный покров Волго-Камья. В это время очень велика была роль диких растений в питании человека. Лес находил широкое применение в качестве строительного материала для жилищ, различных плавательных средств и приспособлений для рыбной ловли. В пределы хозяйственного пользования входили хвойные и хвойно-широколиственные леса в лесной зоне Татарии (Шаландина, 1972), сосновые и широколиственные леса в лесостепи (Шаландина, 1981), озера и окружающие их прибрежно-болотные ценозы.

При переходе населения Волго-Камья к производящим отраслям хозяйства — мотыжному земледелию и скотоводству — возрастало влияние человека на растительный покров: сократились площади лесов, в результате выпаса скота появились луговые степи. Особенно энергичное воздействие на растительность отмечалось в эпоху Булгарского государства. В сельскохозяйственном отношении булгары были более развитыми по сравнению с другими народами Среднего Поволжья (Смирнов, Мерперт, 1954; Туганаев, 1972). Из Булгарии вывозили хлеб, меха, кожу, лес, лесные продукты и т. д. Булгарские строители воздвигали поселки и города, большинство которых было деревянными. Так, Булгар был одним из крупных городов средневекового мира (Халиков, 1976). Остатки

ТАБЛИЦА 1

Состав спорово-пыльцевых спектров образцов из раскопок на Билярском городище (процент)

Состав пыльцы и спор	Сектор 1				Сектор 3 кв. Л-19, глубина 100 см
	кв. И-8, глубина 60 см	кв. И-7, глубина 65 см	кв. Д-8, глубина 70 см, яма 2	кв. Д-8, глубина 70 см, яма 24	
Пыльца деревьев и кустарников	47.0	44.5	35.0	52.0	24.0
Пыльца хвойных	21.0	18.5	3.0	6.0	—
Picea abies (L.) Karst.	2 *	—	1 *	—	—
Pinus sylvestris L.	18.0	18.5	—	6.0	—
Пыльца лиственных	79.0	81.5	97.0	94.0	100.0
Corylus avellana L.	4.0	—	—	—	—
Quercus robur L.	2 *	—	8.0	6.0	—
Ulmus glabra Huds.	—	—	—	—	11.0
Tilia cordata Mill.	58.0	21.5	67.0	62.0	89.0
Всего широколиственных	62.0	21.5	75.0	68.0	100.0
Betula pubescens Ehrh.	14.0	60.0	22.0	26.0	—
Пыльца трав и кустарничков	30.0	36.0	56.0	37.0	42.0
Poaceae	7.0	—	22.0	60.0	—
Cyperaceae	—	—	9.0	5.0	—
Polygonaceae	9.0	—	—	—	—
Chenopodiaceae	20.0	18.0	26.0	17.0	15.0
Ranunculaceae	—	21.0	—	—	—
Brassicaceae	1 *	—	—	—	—
Fabaceae	15.0	—	—	—	—
Apiaceae	21.0	17.0	—	—	—
Asteraceae	9.0	—	19.0	—	—
В том числе *Artemisia* sp.	17.0	43.0	24.0	18.0	85.0
Споры	23.0	19.5	9.0	11.0	34.0
Bryales	49.0	41.0	—	67.0	46.0
Polypodiaceae	51.0	58.5	100.0	33.0	54.0

Примечание. Здесь и в табл. 2—4 звездочкой отмечены абсолютные величины.

города, уничтоженного татаро-монголами, известны под названием Билярское городище.

Археологи Казанского института языка, литературы и истории им. Г. Ибрагимова (КИЯЛИ) провели планомерные исследования этого памятника. На кафедру ботаники Казанского университета для спорово-пыльцевого анализа были переданы образцы погребенной почвы, на которой непосредственно формируются культурные слои. В данном случае культурный слой представляет углистую массу, перемешанную с обломками человеческих костей.

Спорово-пыльцевой анализ образцов почв из раскопок Билярского городища (табл. 1) позволил восстановить состав растительности, относящейся ко времени расцвета Булгарского государства (домонгольский период). Получены также результаты спорово-пыльцевого анализа позднеголоценовых отложений из торфяника у с. Арбузов Баран, расположенного недалеко от Билярского городища (табл. 2). Сравнение этих данных позволяет судить о степени изменения естественных ландшафтов под воздействием антропогенного фактора.

Позднеголоценовая растительность по данным анализа торфов выглядит следующим образом. В первой половине позднего голоцена широкое распространение имели лесные формации, представленные широколиственными и сосновыми лесами из *Pinus sylvestris*. Доминантами широколиственных лесов были *Quercus robur* и *Tilia cordata*; *Betula pubescens*, *B. humilis* и *Alnus glutinosa* росли, вероятно, на болотах. Травяные фитоценозы имели мезофильный характер.

Растительность второй половины позднего голоцена явно лесостепного облика. Роль травяных фитоценозов возросла, к тому же они стали более

ТАБЛИЦА 2

Состав спорово-пыльцевых спектров позднеголоценовых отложений из скважины 9 у с. Арбузов Баран Алькеевского р-на ТАССР (процент)

Состав пыльцы и спор	Глубина, м			
	0—0.25	0.25—0.5	0.5—0.75	0.75—1.0
Пыльца деревьев и кустарников	48.0	42.0	60.0	59.0
Пыльца хвойных	76.0	65.5	73.0	70.5
Picea abies	16.0	6.0	2.5	1.0
P. obovata Ledeb.	4.0	3.5	7.0	3.5
Pinus sylvestris	56.0	56.0	63.5	66.0
Пыльца лиственных	24.0	34.5	27.0	29.5
Corylus avellana	1.0	2.5	1.0	1.0
Quetcus robur	1.0	6.0	1.0	1.0
Ulmus laevis Pall.	1.0	4.5	1.5	1.5
U. glabra	1.0	—	1.5	3.5
Tilia cordata	6.0	5.5	6.5	7.0
Всего широколиственных	10.0	18.5	11.5	14.0
Betula pubescens	8.0	8.0	6.5	5.0
B. pendula Roth	—	3.5	2.0	2.0
B. humilis Schrank	1.0	1.0	2.5	3.5
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	1.0	2.5	3.0	2.5
A. incana (L.) Moench	2.0	1.0	1.5	1.5
Salix sp.	2.0	—	—	1.0
Пыльца трав и кустарничков	26.0	36.0	13.0	12.0
Poaceae	6.0	20.0	1 *	3 *
Cyperaceae	6.5	57.0	13 *	12 *
Chenopodiaceae	12.0	37.0	2 *	3 *
Artemisia sp.	10.0	15.0	4 *	4 *
Разнотравье	7.0	5.0	7 *	3 *
Споры	26.0	22.0	27.0	29.0
Bryales	28.0	19.0	7.0	7.0
Sphagnales	2.0	79.0	3.5	7.0
Polypodiaceae	60.0	2.0	89.5	79.5
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn	10.0	—	—	5.0
Lycopodium clavatum L.	—	—	—	1.5

ксерофильными: среди них преобладали марево-полынные ассоциации. Уменьшились площади, покрытые как широколиственными, так и сосновыми лесами.

В спектрах второй половины позднего голоцена отмечено повышение содержания пыльцы *Picea abies*. Однако эта пыльца, по всей вероятности, является заносной из предкамских районов Татарии. Никаких доказательств былого участия *P. abies* в растительном покрове Западного Закамья нет.

Спорово-пыльцевые спектры из торфяника у с. Арбузов Баран весьма близки к спектрам, полученным из других торфяников Западного Закамья (Шаландина, 1976, 1981).

Иная картина получается при реконструкции растительного покрова окрестностей Билярского городища. Спорово-пыльцевые спектры раскопа городища по сравнению со спектрами торфяника у с. Арбузов Баран характеризуются: из древесных пород — повышенным содержанием пыльцы *Tilia cordata* и *Betula* sp. и пониженным — *Pinus sylvestris*, в группе пыльцы травянистых растений — повышенным содержанием представителей семейства *Chenopodiaceae*, *Artemisia* sp. и разнотравья и пониженным содержанием представителей семейства *Cyperaceae*. Такие спектры отражают значительные различия в растительном покрове окрестностей Билярского городища и с. Арбузов Баран.

Пониженное содержание пыльцы древесных пород свидетельствует о том, что ландшафт района Билярского городища был более остепнен в результате сильного антропогенного воздействия. Леса в значительной степени были вырублены, особенно сосновые и дубовые. На их месте со временем появились *Tilia cordata* и *Betula* sp. На уменьшение облесенности района городища указывает также резкое возрастание пыльцы травянистых растений: в спектрах раскопа — среднее содержание 40, в спектрах торфяника — 22 %. Изменения наблюдаются в составе травянистых ценозов. Состав спорово-пыльцевых спектров и знакомство с материалами о хозяйстве булгар позволяют предполагать существование следующих типов травянистой растительности: полевые культурные сообщества и сорно-полевая, или сегетальная, растительность.

Полевые культурные сообщества, или агрофитоценозы, в Волжско-Камском крае появились 2.5—3 тыс. лет назад на уровне подсечно-огневой системы земледелия. Для этого здесь были необходимые условия, так как ко времени прихода булгар в Закамье уже существовали открытые безлесные пространства. Булгары также выжигали леса: в южных районах для зерновых культур ценились почвы из-под широколиственных лесов (Туганаев, 1972). Наличие у булгарских земледельцев тяжелого плуга, приспособленного для вспашки задернованных земель, давало возможность использовать под зерновые культуры луговые степи.

Посевы культурных растений всегда сопровождает сорно-полевая растительность (Мальцев, 1934). В качестве сорняков выступали, вероятно, представители семейств *Polygonaceae*, *Brassicaceae*, *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Chenopodiaceae* и др. Сорняками могли быть рудеральные виды. По определению В. В. Туганаева (1976), наиболее распространенными сорными растениями билярских полей являлись *Polygonum convolvulus* L., *Brassica campestris* L., *Thlaspi arvense* L., *Trifolium repens* L., *Neslia paniculata* (L.) Desv., *Achillea millefolium* L., *Cichorium intuybus* L. и др. Эти сорняки, как показано выше, нашли отражение в спорово-пыльцевых спектрах погребенных почв.

Таким образом, на фоне позднеголоценовой растительности Западного Закамья выделялась растительность окрестностей Билярского городища, чрезвычайно нарушенная активной хозяйственной деятельностью человека.

Территория Татарии, ее северная и южная половины осваивались и преобразовывались неравномерно, о чем свидетельствуют многочисленные исторические данные. Северная часть современной территории Татарии (Предкамье) была заселена человеком позже, чем южная. Как свидетельствуют археологические материалы, плотность населения во все периоды истории оставалась небольшой, так как стоянки были приурочены в основном к берегам рек Волги, Камы, Вятки, Казанки, Мёши; водоразделы были покрыты лесами. А. Я. Гордягин (1922) полагал, что долгое время Предкамье Татарии было сплошным лесным краем, но и здесь влияние человека на растительность временами было очень активным.

В последнее время в археологических исследованиях широко применяется спорово-пыльцевой анализ, позволяющий при восстановлении растительности выявить влияние на природу хозяйственной деятельности человека в далеком прошлом (Долуханов, 1973; Гуман, 1978; Гуман, Хотинский, 1981; Серебрянная, 1981, и др.).

Имея в распоряжении образцы почв культурных слоев и фоновую голоценовую растительность, можно судить о степени антропогенного изменения естественных ландшафтов района.

В 1977 г. в районе Казанского кремля были проведены археологические работы под руководством А. Х. Халикова. Образцы почв культурных слоев из раскопа 2 передали нам для спорово-пыльцевого анализа. Исследовали почвы культурных слоев, относящиеся к XI, XII—XIII, XV—первой половине XVI, второй половине XVI—XVIII, XIX—XX вв. Результаты их обработки представлены в табл. 3.

О позднеголоценовой растительности северо-запада Татарии дают представления материалы палинологического изучения трех разрезов торфяных болот (двух низинных и одного верхового), расположенных в 40 км к западу от Казани. Результаты спорово-пыльцевого анализа выявили сходную картину, что позволяет ограничиться публикацией анализов только одного верхового болота (табл. 4). Они показывают, что в позднем голоцене здесь существовал лесной ландшафт. Судя по соотношению пыльцы древесных и травянистых растений,

ТАБЛИЦА 3

Состав спорово-пыльцевых спектров образцов из раскопок у Казанского кремля (процент)

Состав пыльцы и спор	Культурные слои, века				
	XIX—XX	XVI—XVIII	XV—XVI	XII—XIII	XI
Пыльца деревьев и кустарников	60.4	62.0	35.5	45.1	49.2
Пыльца хвойных	84.0	77.6	46.1	37.7	50.0
Abies sibirica Ledeb.	2.3	1.0	—	—	4.9
Picea abies	13.7	17.4	5.1	0.7	5.7
P. obovata	—	—	—	—	0.8
Pinus sylvestris	68.0	59.2	41.0	37.0	38.6
Пыльца лиственных	16.0	22.4	53.9	62.3	50.0
Corylus avellana	1.5	1.0	—	8.3	3.3
Quercus robur	1.5	0.5	—	6.0	5.7
Ulmus laevis	0.8	—	—	—	0.8
U. glabra	—	—	—	1.5	—
Tilia cordata	11.4	15.8	48.8	35.4	37.0
Acer platanoides L.	—	0.5	—	—	—
Всего широколиственных . . .	15.2	17.8	48.8	51.2	46.8
Betula pubescens	—	3.1	3.8	6.0	0.8
B. pendula	0.8	—	—	—	1.6
Alnus glutinosa	—	0.5	—	0.7	—
A. incana	—	—	—	0.7	—
Salix sp.	—	1.0	1.3	3.7	0.8
Пыльца трав и кустарничков	24.4	21.2	7.3	35.6	14.6
Alismataceae	—	1.5	—	1.9	1.1
Poaceae	9.4	7.5	5 *	0.9	2.1
Cyperaceae	1.9	—	—	—	—
Polygonaceae	1.9	4.5	—	4.8	3.2
Chenopodiaceae	16.8	16.4	5 *	3.8	13.7
Caryophyllaceae	5.7	3.0	—	3.8	4.2
Ranunculaceae	7.6	3.0	2 *	4.8	—
Brassicaceae	3.8	—	—	0.9	4.2
Rosaceae	9.5	1.5	—	5.7	10.5
Fabaceae	5.7	6.0	—	14.4	6.3
Apiaceae	3.8	16.4	—	6.7	14.7
Ericaceae	—	—	—	—	1.1
Polemoniaceae	3.8	—	—	—	—
Lamiaceae	1.9	1.5	—	2.8	2.1
Valeriana officinalis L.	1.9	3.0	—	4.8	—
Dipsacaceae	—	—	—	—	1.1
Rubiaceae	—	—	—	0.9	—
Epilobium angustifolium L.	—	1.5	—	19.0	1.1
Asteraceae	9.4	16.4	—	1.9	11.6
Artemisia sp.	—	8.9	1 *	15.3	8.4
Неопределенные	16.9	8.9	3 *	7.6	14.6
Споры	15.2	16.8	57.2	19.3	12.5
Bryales	6.0	3.8	8.0	12.3	35.5
Sphagnales	—	5.6	16.7	12.3	12.9
Botrychium lunaria (L.) Sw.	—	—	0.8	1.8	—
Ophioglossum sp.	—	1.9	11.9	—	—
Polypodiaceae	82.0	47.2	14.3	70.0	45.1
Pteridium aquilinum	3.0	9.4	—	1.8	—
Equisetales	—	—	37.2	1.8	—
Lycopodium clavatum	—	30.2	11.1	—	—
L. complanatum L.	9.0	1.9	—	—	6.5

изучаемый район был сплошь или почти сплошь покрыт лесами. Состав позднеголоценовых спорово-пыльцевых спектров, разнообразие форм рельефа и почв, а также положение северо-запада Татарии на юге лесной зоны дают основание предполагать распространение еловых, сосновых, широколиственных, елово-широколиственных и сосново-широколиственных лесов.

ТАБЛИЦА 4

Состав спорово-пыльцевых спектров позднеголоценовых отложений из скважины 1 у пос. Садовый Зеленодольского р-на ТАССР (процент)

Состав пыльцы и спор	Глубина, м							
	0—0.25	0.25—0.5	0.5—0.75	0.75—1.0	1.0—1.25	1.25—1.5	1.5—1.75	1.75—2.0
Пыльца деревьев и кустарников	61.0	67.7	70.5	62.2	74.0	75.0	81.0	60.0
Пыльца хвойных	59.7	59.6	47.2	44.2	45.9	48.3	46.2	57.8
Abies sibirica	—	—	—	—	0.1	—	—	—
Picea abies	10.0	8.0	6.2	6.4	6.1	7.6	5.5	3.8
P. obovata	1.0	1.2	3.0	3.7	3.7	2.8	2.6	2.0
Pinus sylvestris	48.7	50.4	38.0	34.1	36.0	37.9	38.1	52.0
Пыльца лиственных	35.9	38.0	52.8	48.8	51.3	51.7	53.5	42.2
Corylus avellana	5.0	4.2	6.4	3.7	8.4	5.7	6.6	4.0
Quercus robur	3.7	5.4	10.3	4.9	8.0	8.2	9.9	3.4
Ulmus laevis	2.9	6.2	7.3	6.7	5.2	5.7	4.5	2.7
U. glabra	0.5	0.1	1.4	1.8	0.1	0.3	1.1	0.2
Tilia cordata	5.0	3.4	7.1	7.0	7.2	5.4	6.0	4.6
Acer platanoides	0.3	0.7	—	—	—	1.7	1.3	—
Всего широколиственных	12.4	15.8	26.1	20.2	20.5	21.3	22.8	10.9
Betula pubescens	16.1	10.7	12.7	12.9	9.6	11.1	10.5	9.2
B. pendula	2.9	4.2	4.6	6.4	8.2	10.4	8.8	12.2
B. humilis	—	0.5	0.7	—	0.5	—	0.3	0.8
Alnus glutinosa	3.2	1.6	0.9	3.0	2.7	2.0	1.8	3.1
A. incana	0.5	0.5	0.7	2.4	0.2	0.9	1.3	0.7
Salix sp.	0.8	0.5	0.7	—	1.2	0.3	1.4	1.3
Пыльца трав и кустарничков	10.0	5.2	6.4	22 *	7 *	28 *	8.4	9.0
Poaceae	28.0	17.4	28.2	5 *	17.9	2 *	9.0	21.0
Cyperaceae	23.0	4.3	5.2	—	17.9	5 *	24.4	3.3
Chenopodiaceae	4.0	10.8	—	1 *	10.4	5 *	11.5	9.0
Ericaceae	2.0	6.5	5.2	4 *	9.1	—	3.8	4.4
Artemisia sp.	25.0	35.0	35.7	10 *	26.6	7 *	24.4	30.0
Разнотравье	18.0	26.0	25.7	2 *	18.1	9 *	26.9	32.2
Споры	29.0	27.1	23.1	34.6	19.0	19.0	10.6	31.0
Bryales	4.0	1.6	2.1	0.6	—	—	3.0	2.0
Sphagnales	92.5	83.2	93.7	95.2	95.6	97.0	91.0	96.7
Polypodiaceae	2.0	4.2	2.8	0.6	3.0	1.0	5.0	1.3
Equisetales	1.0	—	0.7	—	—	—	—	—
Lycopodium annotinum	—	—	—	—	0.5	—	—	—
L. clavatum	0.5	1.0	0.7	3.6	0.9	2.0	1.0	—

Учитывая результаты сопоставления хвойных лесов ТАССР с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами и полученные при этом поправочные коэффициенты (Николаева, Шаландина, 1973), считаем, что наиболее распространенными среди лесных формаций были темнохвойные еловые леса, а из них — в силу зонального положения — ельники сложные на повышенных плато водоразделов. На втором месте по роли в растительном покрове стояли, по-видимому, широколиственные леса. Доминантом широколиственных лесов был *Quercus robur*, содоминантом — *Tilia cordata*, значительное участие принимал *Ulmus laevis*. Дубравы занимали, вероятно, большую часть территории верхней террасы, где расположены исследованные торфяные болота. Березовые и ольховые леса имели небольшое распространение. Незначительные безлесные участки были заняты преимущественно разнотравными ассоциациями.

В конце позднего голоцена произошли изменения в растительности района исследования, о чем свидетельствуют уменьшение содержания пыльцы широколиственных пород (прежде всего *Quercus robur*) и увеличение — травянистых растений. Эти сведения о позднеголоценовой растительности в основных чертах можно отнести и к району г. Казани. Отличие состоит лишь в большем участии темнохвойных пород — *Picea obovata* и *Abies sibirica* — в приказанских лесах: роль сибирского элемента флоры в растительном покрове Татарии возрастает с запада на восток (Шаландина, 1972).

Спорово-пыльцевые спектры почв культурных слоев подразделяются на две группы: спектры почв культурных слоев XI—первой половины XVI и второй половины XVI—XX вв. Спектры первой группы наиболее резко отличаются от спектров торфяного болота. В них понижено содержание пыльцы деревьев (прежде всего *Picea abies*), представителей семейства *Ericaceae* и спор *Lycopodium clavatum* — компонентов спектров хвойного леса. Для спектров первой группы характерно высокое содержание пыльцы широколиственных пород, бóльшая часть которой принадлежит *Tilia cordata*, и разнотравья, в том числе представителей семейств *Fabaceae*, *Rosaceae*, *Apiaceae*, присутствует пыльца *Valeriana officinalis* и *Epilobium angustifolium* — растений, часто поселяющихся на гарях.

Спектры первой группы характеризуют растительность, сильно нарушенную человеком. Еще в XI в. в районе современной Казани были широко распространены темнохвойные пихтово-еловые леса, но уже в XII—XIII вв. хвойные леса (как еловые, так и сосновые) вряд ли росли в этом районе. Спорово-пыльцевой спектр XII—XIII вв. отражает растительный покров, особенно сильно нарушенный деятельностью человека.

Казань как крепость закладывается в XII в. на северо-западной окраине Булгарского государства (Халиков и др., 1980). После разгрома и сожжения Булгара (Биляра) оставшееся население переселяется на север за Каму и на запад за Волгу, сосредоточивается вокруг Казани. Здесь, по-видимому, как и в Закамье, для хозяйственных нужд вырубали хвойные и дуб. С другой стороны, можно предположить, что хвойный лес в районе крепости Казань был уничтожен в результате пожара. Об этом свидетельствует большое содержание пыльцы *Valeriana officinalis* и *Epilobium angustifolium* и, возможно, *Rubus idaeus*, так как в спектрах достаточно много пыльцы *Rosaceae*. На месте уничтоженного хвойного леса обильно распространился *Tilia cordata*.

Значительные площади, свободные от леса, занимали травяные фитоценозы. В травяном покрове преобладали мезофильные разнотравные ассоциации. Часть естественных фитоценозов, возможно, была заменена искусственными агрофитоценозами с их неизменными спутниками — сорняками. Сегетальную растительность могли составлять представители семейств *Polygonaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Apiaceae* и др. На нарушенных местообитаниях поселялись представители рода *Artemisia* и сем. *Chenopodiaceae*.

Облесенность окрестностей Казани XI—первой половины XVI вв. крайне мала.

Спорово-пыльцевые спектры второй группы по соотношению пыльцы деревьев и травянистых растений стоят ближе к спектрам торфяного болота. В них отмечено высокое содержание пыльцы хвойных пород, количество же пыльцы лиственных резко сокращено по сравнению со спектрами первой группы. Спектры культурных слоев второй половины XVI—XX вв. также отражают лесостепной ландшафт в районе Казани, но они свидетельствуют о существенных изменениях в растительном покрове по сравнению с предыдущим периодом. Среди лесных формаций, роль которых увеличилась, господствующими стали темнохвойные пихтово-еловые леса. *Picea abies* как порода теневыносливая поселялась сначала, видимо, в липовых лесах, но со временем вытеснила *Tilia cordata*, образовав темнохвойные ценозы. Широкому распространению *Picea abies* способствовал также влажный климат позднего голоцена — в течение этого времени *P. abies* расширял свой ареал, распространяясь даже на черноземы (Коржинский, 1888; Гордягин, 1922; Хотинский, 1977; Шаландина, 1977). Массовое расселение *P. abies* в окрестностях Казани в XVI в. подтверждают исторические источники — межевые акты XVI в. по Казанскому краю (Порфирьев, 1943). В числе ее местонахождений указываются Кадышево, Самосырово, Борисково, Большие Отары, Царицыно — современные пригороды г. Казань.

Большое распространение в растительном покрове района Казани во второй половине XVI—XX вв. получили сосновые боры. *Pinus sylvestris* как порода, быстро растущая, светолюбивая и мало требовательная к почве, вероятно, легко заселила открытые пространства. В межевых актах встречается частое упоминание сосны (7 сосен на 1 березу).

Несмотря на возросшую роль лесных формаций в растительном покрове, облесенность района исследования оставалась невысокой. По-прежнему травяные фитоценозы занимали значительные участки территории. Среди травянистых растений преобладали представители семейств *Poaceae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*. Травянистая растительность в это время могла быть представлена разными типами — суходольные луга, агрофитоценозы, сегетальная, пасквальная, рудеральная.

Приведенные выше данные наглядно свидетельствуют об изменении естественного растительного покрова двух районов Татарии под влиянием хозяйственной деятельности человека. Подобные антропогенные изменения природных ландшафтов ограничивались определенными районами, в то время как на большей части территории сохранялась естественная растительность в течение почти всего голоцена, на что указывают палинологические материалы, полученные при изучении истории растительности Татарии (Шаландина, 1972, 1977, 1981). Необходимо заметить также, что после крупных рубок леса и пожаров наблюдалось естественное восстановление растительного покрова — об этом свидетельствуют картографические материалы по Закамью (Бойко, 1974).

Крупные антропогенные преобразования естественных ландшафтов этой территории стали проявляться, по-видимому, с XVIII в. Интенсивное хозяйственное освоение Волжско-Камского края происходит после включения его в состав Русского государства. Начинается бурная колонизация плодородных земель: леса уничтожаются, освободившиеся площади используются под пашню. Особенно наглядно это выявляется на севере Татарии. В недалеком прошлом территория Балтасинского р-на (крайний север ТАССР) была покрыта «дремучими» темнохвойными лесами (максимум содержания пыльцы *Picea abies* в поздхеголоценовых спектрах — 31—35.5 %). Сейчас облесенность района 9.1 % — примерно в 3 раза ниже облесенности таких районов, как Альметьевский и Лениногорский, расположенных в лесостепной подзоне Татарии. Поскольку почвы под еловыми лесами благоприятны для разведения зерновых культур и ель весьма пригодна в качестве строительного материала, то эта порода в лесах Волжско-Камского края уничтожалась в первую очередь. Широко развернувшиеся выборочные рубки ели привели к изреживанию лесов и в результате к увеличению ветровала и гибели ели от короедов. К массовой гибели ее вели засухи (1891, 1920—1921, 1932 гг.) и сопутствующие им пожары.

В позднем голоцене еловые леса были распространены в лесостепи — южная граница ареала *P. obovata* доходила почти до современных южных границ республики. В настоящее время южная граница *P. obovata* проходит гораздо севернее.

Уничтожались также широколиственные (преимущественно дубовые) и сосновые леса. Усиленная эксплуатация лесов в последние десятилетия привела к тому, что коренные хвойные и дубовые леса на больших площадях сменились менее ценными по хозяйственным качествам лесами — вторичными липняками, березняками, осинниками, а также луговыми степями.

В результате векового изменения климатических условий, а в последнее время — в значительной мере под влиянием активной хозяйственной деятельности человека растительный покров Татарии пришел к современному его состоянию. В целях охраны лесного покрова республики очень важно сохранять имеющиеся участки лесов — интереснейшие природные эталоны — и всячески восстанавливать былое лесное богатство — коренные еловые и дубовые леса.

ЛИТЕРАТУРА

Бойко Ф. Ф. Изменение лесного покрова Татарии с конца XVIII века. — В кн.: Сборник аспирантских работ, естественные науки. Казань: Изд-во КГУ, 1974, с. 9—17. — *Гордягин А. Я.* Растительность Татарской республики. — В кн.: Географическое описание Татарской республики, ч. 1. Казань, 1922, с. 143—222. — *Гуман М. А.* Антропогенные изменения растительности юга Псковской области в голоцене (по палинологическим данным). — Бот.

журн., 1978, т. 63, № 10, с. 1415—1429. — *Гуман М. А., Хотинский Н. А.* Антропогенные изменения растительности центра Русской равнины в голоцене (по палинологическим данным). — В кн.: Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981, с. 7—19. — *Долуханов П. М.* Палеогеография мезолита и неолита Европы по палинологическим данным. — В кн.: Палинология голоцена и маринопалинология. М.: Наука, 1973, с. 80—82. — *Коржинский С. И.* Северная граница черноземно-степной области в ботанико-географическом и почвенном отношениях, ч. 1. — Тр. О-ва естествоисп. при Казанск. ун-те. Казань, 1888, т. 22, вып. 2. 256 с. — *Мальцев А. И.* Сорная растительность СССР. — М.; Л.: Гос. изд-во с.-х. и колх.-кооп. лит., 1934. 296 с. — *Николаева К. В., Шаландина В. Т.* Опыт сопоставления состава современных хвойных и широколиственных лесов Татарской АССР с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 11, с. 1619—1627. — *Порфирьев С. И.* Гранные деревья межевых актов XVI века по Казанскому краю. — Сов. бот., 1943, № 3, с. 20—27. — *Серебрянная Т. А.* Влияние человека на растительность Среднерусской возвышенности (по палинологическим данным). — В кн.: Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981, с. 52—60. — *Смирнов А. П., Мерперт Н. Я.* Из далекого прошлого народов Среднего Поволжья. — В кн.: По следам древних культур. М.: Госкультпросветиздат, 1954, с. 11—64. — *Туганаев В. В.* Материалы по истории культурных и сорных растений Среднего Поволжья. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 5, с. 505—508. — *Туганаев В. В.* Состав и характеристика культурных и сорных растений Билярских полей. — В кн.: Исследования Великого города. М.: Наука, 1976, с. 240—245. — *Халиков А. Х.* Древняя история Среднего Поволжья. — М.: Наука, 1969. 395 с. — *Халиков А. Х.* История изучения Билярского городища и его историческая топография. — В кн.: Исследования Великого города. М.: Наука, 1976, с. 5—56. — *Халиков А. Х., Гильманов З. И., Мухарямов М. К., Смыков Ю. И.* История Татарской АССР. — Казань: Татиздат, 1980. 256 с. — *Хотинский Н. А.* Голоцен Северной Евразии. — М.: Наука, 1977. 198 с. — *Шаландина В. Т.* Основные черты истории лесов Татарии в голоцене. — Биол. науки, 1972, № 8, с. 76—80. — *Шаландина В. Т.* История растительности бассейна реки Малый Черемшан в голоцене. — В кн.: Исследования Великого города. М.: Наука, 1976, с. 252—259. — *Шаландина В. Т.* О развитии растительного покрова северо-востока Приволжской возвышенности в голоцене. — Биол. науки, 1977, № 12, с. 87—96. — *Шаландина В. Т.* Основные этапы истории растительного покрова Закамской лесостепи Татарии в голоцене. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 1, с. 52—64.

Казанский государственный университет. Получено 22 III 1983.

SUMMARY

The ancient history of the Tartar Republic has been studied quite thoroughly. The study of archeological data showed that the vegetation cover of the present Tartar territory has been under the influence of a man from the ancient times. The palynological study of buried soils (Bilar site of ancient town) in Zakamskaya forest-steppe and of the cultural layers (the region of the Kazan Kremlin, the forest zone) showed the anthropogenic changes of the vegetation cover. The comparison of the spore-pollen spectra with the background late Holocene vegetation helped us to reveal the degree of anthropogenic change of the natural vegetation cover of the territory under study. The largest anthropogenic transformation of the natural landscapes of Tartaria have been found to appear since the XVIII century.

УДК 582.267.273

Л. П. Перестенко

О ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛАХ У *RHODOPHYTA*

L. P. PERESTENKO. ON THE LIFE CYCLES IN *RHODOPHYTA*

Показано, что в жизненном цикле красных водорослей третьей формы развития — карпоспорофита — нет и никогда не было. Половое размножение представителей *Rhodophyta* — специализированная форма конъюгации. Развитие зиготы с образованием гонимобласта в этой группе — закономерный этап в эволюции полового размножения, завершающийся мультипликацией зиготы (образованием карпоспор). Развитие в циклах *Rhodophyta* идет по общей программе, реализуемой в двух индивидах, соединенных друг с другом клетками размножения. При выпадении стадий и даже периодов в онтогенезе спорофита или гаметофита развитие одного индивида без перерыва переходит в развитие другого.Тем самым спорофит и гаметофит объединяются, минуя клетки размножения, т. е. переходят на физиологический уровень целостности. Это говорит о том, что в циклах красных водорослей имеет место древняя, первичная индивидуальность организма, которая в дальнейшем эволюционировала (путем расщепления индивидуума в жизненных циклах) к индивидуальности уровня высших растительных и животных организмов.

Работы W. Hofmeister (1851) в середине прошлого века по чередованию форм развития у мхов и папоротникообразных и E. Strasburger (1897), определившего место мейоза в циклах у водорослей, сформировали современное представление о них как о смене ядерных (по плоидности) и морфологических фаз.

Первые исследования по жизненным циклам водорослей относятся к 90-м годам прошлого века. Планомерное изучение этого явления начинается в XX веке. Большой интерес был проявлен к сложным и трудным для понимания циклам красных водорослей, особенно к тем, у которых спорофит был неизвестен — к представителям пор. *Nemaliales*.

N. Svedelius (1915), изучая род *Scinaia*, и H. Kylin (1916, 1928), изучая род *Nemalion*, предположили, что у немалиевых водорослей мейоз происходит в зиготе. Цикл немалиевых Svedelius назвал гаплобионтным.

Открытие в порядке *Nemaliales* видов с карпотетраспорами (карпоспорами, образующимися в карпоспорангии по четыре) вновь поставило вопрос: где происходит мейоз? J. Feldmann (1939, 1952) предположил, что мейоз может происходить или в момент деления зиготы, или при образовании карпотетраспор.

В результате исследований в культуре (Feldmann J., Feldmann G., 1942; Chichara, 1961; Magne, 1961a, b, 1964a, b; Stosch, 1965; Fries, 1967; Umezaki, 1967, 1971, 1972; Boillot, 1968, 1969a, 1971, 1972a, 1973—1974; Ramus, 1968; Dixon, Richardson, 1969; Hoek, Kortel-Breeman, 1970b; Jones, Smith, 1970, и др.) стало очевидным, что спорофит в циклах этих водорослей имеется и мейоз идет при образовании тетраспор, что ядерные и соматические фазы в циклах немалиевых, считавшихся до тех пор гаплобионтными, точно такие же, как и в изоморфных циклах, с той разницей, что в цикле большинства видов этого порядка спорофит более примитивного строения, чем гаметофит.

В 60-е годы началось изучение гетероморфного цикла у гигартиновых и криптонемиевых водорослей. Их культивирование позволило объединить в одном цикле формы развития, ранее описанные как самостоятельные виды: *Halarachnion ligulatum* и *Cruoria rosea*, *Turnerella pennyi* и *Cruoria arctica*, *Gymnogongrus leptophyllus* и *Erythrodermis haematis*, *Ahnfeltia plicata* и *Porphyrodiscus simulans*, *Schizymenia dubyi* и *Haematocelis rubens* и многие другие (Boillot, 1965, 1972b; Dixon, Richardson, 1969; Cortel-Breeman, Hoek, 1970a, b; Edelstein, 1970; Richardson, Dixon, 1970; Edelstein, McLachlan, 1971; Chichara, 1972; South e. a., 1972; West, 1972; Farncham, Fletcher, 1976; Chen, 1977; DeCew, West, 1977, 1981a, b; Polanshek, West, 1977; West e. a., 1977; Ardré, 1978, 1980; West e. a., 1978; DeCew e. a., 1981; Masuda, Kurogi, 1981; Masuda, 1983; Ohno e. a., 1982; Magne, Abdel-Rachman, 1983, и др.).

Значительными научными достижениями в области изучения циклов красных водорослей было открытие соматического мейоза (в апикальной клетке спорофита *Lemanea*, см.: Magne, 1967a, b), явления тетраспоробластии у гигартиновых водорослей, выражающееся в формировании гонимобластов нематеция с тетраспорами (Schotter, 1968; Newroth, 1971; Ardré, 1977a, 1978), и у них же существования апомиктических циклов, т. е. циклов, в которых женский гаметофит воспроизводится карпоспорами, образовавшимися бесполым путем (West, 1972; West, Polanshek, 1972; Polanshek, West, 1977; Chen e. a., 1974; Edelstein e. a., 1974; Kim, 1976; Masuda, Uchida, 1976; Ardré, 1977b, 1978, 1980; DeCew, West, 1977; West e. a., 1977, 1978; Masuda, Kurogi, 1981; Ohno e. a., 1982, и др.). Было обнаружено, что разные циклы могут быть не только у видов одного рода, но, по-видимому, у одного и того же вида (Ardré, 1980, и др.).

В 60-е годы было установлено, что фотопериодические и температурные условия определяют развитие водоросли в культуре, особенно органов размножения, т. е. что окружающая среда играет регуляторную роль в жизненных циклах (Dring, 1967; West, 1967, 1968, 1969; Richardson, 1970, и мн. др.). Это открытие обусловило также дальнейшие успехи в культивировании водорослей.

Все эти исследования сформировали определенное представление о жизненных циклах у красных водорослей, которое ныне общепринято и заключается в следующем.

Самый распространенный у современных красных водорослей цикл Polysiphonia — тригенетический гаплодиплофазный, который состоит из двух одинаковых по строению форм развития — диплоидного спорофита и гаплоидного гаметофита и отличающегося от них паразитического карпоспорофита в виде гонимобласта. Редукция спорическая. От этого цикла произошли все остальные. Эволюция шла путем неотении, редукции и паразитизма в двух направлениях. Первое направление — неотеническое развитие спорофита на стадии протонемы (т. е. дальнейшее усложнение его организации не происходит) или редукция спорофита в паразитическом состоянии на гаметофите (сем. *Phyllophoraceae*). Другой путь — включение гаметофита в онтогенез спорофита (*Lemanea*). В этом случае мейоз происходит на ранних стадиях развития спорофита в апикальной клетке, из которой развивается гаплоидный гаметофит.

Мысль о неотеническом развитии спорофита в гетероморфном цикле красных водорослей высказали и развили ряд исследователей (Feldmann, 1965; Boillot, 1969a, 1971, 1972a, 1973—1974; Codomier, 1969; Magne, 1970, и др.).

Исходным гипотетическим циклом, ныне не существующим, Feldmann и его последователи называют тригенетический изоморфный гаплодиплофазный. Три формы развития в цикле независимы друг от друга и морфологически одинаковы: гаплоидный гаметофит и диплоидные карпоспорофит и спорофит. F. Magne (1970 : 1672) пишет: «Тенденция к паразитизму одного или другого поколения была еще не выражена. Можно предположить, что также не существовала тенденция морфологической регрессии и каждое поколение с самого начала было морфологически завершенным, имеющим протонему и кладомы. Начиная с этого момента паразитическое развитие карпоспорофита на гаметофите, сопровождаемое значительной морфологической редукцией первого из них, дало цикл типа Polysiphonia — тригенетический гаплодиплофазный и изоморфный, наиболее распространенный в настоящее время. Это явление могло сочетаться с морфологической редукцией одного из поколений, еще независимых друг от друга, или обоих. В наиболее явных случаях кладомы исчезают и вегетативный аппарат редуцируется до протонемы или одновременно у гаметофита и тетраспорофита (*Grania efflorescens*, *Audouinella violace*), или только у спорофита; гаметофит в последнем случае сохраняет нормальный вид. Цикл, таким образом, становится гетероморфным. Это характерно для большинства видов, которые некогда считали гаплобионтными, но у которых культуры позволили недавно открыть карликовый тетраспорофит, до тех пор остававшийся неизвестным.

Помимо этого, эволюция идет путем развития одной из генераций, еще автономной, на той, которая ей предшествует; две возможности — гаметофит на тетраспорофите и тетраспорофит на карпоспорофите — реализовались и привели каждую к одному эволюционному определенному ряду».

Паразитизм этот автор отмечает лишь для карпоспорофита. В других случаях он говорит о развитии гаметофита на спорофите, о прорастании карпоспоры in situ в тетраспорофит. Анализируя соматический мейоз, он приходит к заключению, что вначале тетраспорангии потеряли способность выпускать споры, которые, прорастая на спорофите, образовывали гаметофит как часть всего растения. Затем тетраспорангии совершенно исчезли и мейоз сохранился только в одной клетке, инициальной. Наконец, регрессия коснулась вегетативного аппарата: тетраспорофит превратился в протонему у видов *Lemanea* из трех десятков сегментов и из одного-двух сегментов у видов *Paralemanea* (Magne, 1967a, b). J. Feldmann (1972 : 30) о развитии зиготы у ряда представителей сем. *Phyllophoraceae* пишет следующее: «Вместо того чтобы образовать гонимобласт, продуцирующий карпоспоры, поколение, вышедшее из зиготы, представляет собой тетраспоробласт, продуцирующий тетраспоры. В этом случае речь идет о поколении, паразитирующем на гаметофите». A. Boillot (1969a, 1972a, 1973—1974), развивая концепцию Magne, полагает, что гетероморфные немалиевые могут рассматриваться как шаг в эволюции к некоторым акрохетиевым, у которых обе генерации (гаметофит и спорофит) редуцированы до нематоталлия (так автор называет разнонитчатый спорофит).

Напротив, M. Chadefaud (1968) высказывает предположение, что нематоталлий у немалиевых — образование примитивное, на котором вторично развивается кладоталлий, из чего он делает вывод, что разнонитчатый спорофит не достиг в своей эволюции уровня гаметофита. Однако мысль о первичной простоте строения спорофита не нашла отклика. Господствующей стала гипотеза Feldmann о неотеническом развитии спорофита в гетероморфном цикле. Наиболее полно она отражена в схемах эволюции циклов, представленных Magne (1972) и Umezaki (1977).

Независимо от французских альгологов тот же взгляд на происхождение гетероморфного цикла у водорослей развивался в среде русских ботаников. По аналогии с семенными растениями менее развитая форма развития была признана редуцированной (Левин, 1963).

Таким образом, основные положения гипотезы эволюции циклов развития у красных водорослей заключаются в следующем:

1. Циклы у *Rhodophyta* прошли путь регрессивной эволюции.
2. Эволюция шла путем неотении, редукции, паразитизма.

Что значит неотения в жизни водорослей?

Наш опыт изучения водорослей и литературные данные показывают, что неотения есть жизненная норма водорослей. В индивидуальном развитии в зависимости от условий водоросли легко приступают к размножению на самых ранних стадиях развития. Неотения лежит в основе формообразовательных процессов. Она несомненно определяет существование гетероморфных циклов у многих современных красных водорослей (известны роды, виды которых различаются циклами, — *Nemastoma*, *Schizymenia*, *Halarachnion* и др.). Однако не она определяет общую направленность эволюции гетероморфного цикла у водорослей. Ранее (Перестенко, 1972) мы уже говорили о том, что эволюция онтогенеза у многоклеточных водорослей и в конечном счете жизненных циклов осуществляется путем надставок, которые в ряде случаев, по-видимому, сочетаются с архаллаксисом. Девиации происходят реже. Суть надставок заключается в том, что кладомная организация с момента изменения способа роста надстраивается над неизмененной организацией протонемы. Гетероморфный цикл произошел в результате названных онтогенетических преобразований одной из форм развития. Поэтому эволюция гетероморфного цикла у водорослей шла от изоморфного цикла путем надставок; неотения в эволюции — явление вторичное. Из этого следует, что исходный изоморфный цикл включал формы развития примитивного строения, а не такие, какими их считают Feldmann и Magne — морфологически полными, имеющими протонему и кладом.

С этих позиций *Rhodophyta* можно охарактеризовать как группу, которая прошла путь прогрессивной эволюции и включает первично примитивных представителей, т. е. в этом отношении ничем не отличается от других крупных естественных прогрессивно эволюционирующих групп организмов.

Паразитизм у красных водорослей — явление сложное, неисследованное. Понять это явление невозможно, не изучив взаимосвязь индивидуального и надиндивидуального в жизненных циклах, иными словами, не поняв организменного и надорганизменного уровней целостности.

Представления исследователей о циклах, изложенные выше, свидетельствуют о том, что в оценке индивидуальности у низших организмов они исходят из понимания индивидуальности у высших организмов. Индивидуальность у низших организмов они оценивают столь же автономной, как и у высших. Именно поэтому они рассматривают включение спорофита и карпоспорофита в онтогенез гаметофита паразитизмом (Feldmann, см.: Schotter, 1968; Newroth, 1971; Cabioch, 1972; Ardré, 1977a, 1978, 1980, и др.).

Господствующая концепция тригенетического цикла настолько прочно укрепилась в сознании исследователей, что, объясняя различные моногенетические циклы, они отождествляют с «недостающей» формой развития не только ткани или клетки, но и различные клеточные состояния. Известный французский теоретик Magne, интерпретируя недавно открытые циклы *Palmaria palmata* и *Rhodophysema elegans*, отождествляет одну и ту же зиготу с 1) зиготой, 2) одноклеточным карпоспорофитом и 3) карпоспорой. Карпоспора у *R. elegans*, по его мнению, прорастает в двуклеточный тетраспорофит (имплантант гаметофита), одна из клеток которого становится тетраспорангием (Magne, 1982). Избранный принцип моделирования подсказывает ему другой вариант развития у этого же вида: две клетки, образовавшиеся в результате деления зиготы, представляют карпоспорофит с единственным терминальным карпоспорангием, содержимое которого является одновременно 1) карпоспорой, 2) тетраспорофитом, 3) тетраспорангием. Тот же принцип лежит в основе объяснения цикла у *Acrochaetium pectinatum* (Abdel-Rachman, Magne, 1983). Впервые отмеченная у красных водорослей свободная зигота, вышедшая из оболочки и прикрепленная к субстрату, является для авторов примером автономного существования карпоспорофита — «третьего поколения в цикле красных водорослей».

Явления, наблюдаемые в природе и культуре, позволяют иначе объяснить жизненные циклы.

У организмов, имеющих половое размножение (к ним принадлежат *Rhodophyta*), существуют два цитологических цикла. В одном из них фаза гаплоидного ядра сменяется фазой диплоидного ядра. Этот цикл свойствен большинству организмов, в том числе водорослям. В другом цикле фаза гаплоидного ядра сменяется фазой дикариона, которая в свою очередь сменяется фазой диплоидного ядра. Этот цикл (как и первый) свойствен грибам. В обоих циклах редукционным делением диплоидного ядра восстанавливается фаза гаплоидного ядра. Цикл замыкается. То разнообразие морфологических циклов, которое существует в природе, есть не что иное как реализация в жизнедеятельной (физиологически активной) эволюционирующей форме одной или двух фаз. Нереализованная фаза сохраняется в ряду обязательных клеточных преобразований.

Все моногенетические (дигенетические, по Feldmann) циклы красных водорослей характеризуются реализацией в онтогенезе одной из цитологических фаз — гаплоидной. Другая фаза остается или становится частью этого онтогенеза в ряду клеточных преобразований. Таковы моногенетические циклы в семействах *Batrachospermaceae* (*Batrachospermum* — Hurdelbrink, Schwantes, 1972), *Nemaliaceae* (*Yamadella cenomyce* — Abbott, 1970), *Lemaneaceae* (*Lemanea*, *Paralemanea* — Magne, 1967a, b), *Helminthocladiaceae* (*Liagora agardhiana* (*Helminthocladia hudsonii*) — Feldmann, 1939; *L. harveyana* — Abbott, 1970; *L. tetrasporifera* — Couté, 1971; *Helminthocladia senegalensis* — Bodard, 1971), *Acro-*

chaetiaceae (*Rhodochorton* — West, 1967, 1969, 1970; Lee, Kurogi, 1978; Ohta, Kurogi, 1979), *Palmariaceae* (*Palmaria palmata*, *Halosaccion ramentaceum* — Meer, Todd, 1980; Meer, 1981), *Peyssonneliaceae* (*Rhodophysema elegans* — DeCew, West, 1982), *Phyllophoraceae* (*Gymnogongrus* — Schotter, 1968; Ardré, 1978; *Phyllophora* — Newroth, 1971).

Развитие в циклах идет по общей программе, которая реализуется в двух индивидуумах, соединенных друг с другом клетками размножения. При выпадении стадий и даже целых периодов в онтогенезе спорофита и гаметофита развитие одного индивида без перерыва переходит в развитие другого. Эта программа целиком осуществляется в период одного онтогенеза в тот же самый временно́й отрезок. Спорофит и гаметофит соединяются, т. е. переходят на физиологический уровень целостности, минуя клетки размножения, посредством которых они индивидуализируются.

Поясним это на примерах. У *Rhodochorton purpureum* карпогоны сидячие, терминальные или интеркалярные. После оплодотворения карпогон делится поперечной перегородкой на две клетки: верхнюю и нижнюю. Гонимобласт развивается из обеих клеток. Он образует карпоспоры или, минуя эту стадию, перерастает в нити, на которых развиваются тетраспорангии. У *R. subimmersum* гонимобласт непосредственно образует тетраспорангии (Lee, Kurogi, 1978). При этом вегетативная стадия спорофита полностью выпадает, что, по-видимому, связано с редукцией слоевища водоросли в эндофитном состоянии. Зигота может также непосредственно развиваться в тетраспорангий. Таким образом, с выпадением стадии образования карпоспор спорофит соединяется с гаметофитом в один организм. При этом возможно полное выпадение стадии гонимобласта.

Карпоспоры могут прорастать в протонему, являющуюся начальной стадией развития спорофита, на которой формируется кладоталлий гаметофита. Цитологические исследования представителей *Lemanea* и *Paralemanea* показали, что мейоз происходит в апикальной клетке диплоидного спорофита на стадии протонемы, и поэтому дальнейшее развитие организма идет в гаплоидной фазе. Из вегетативной фазы цикла, таким образом, выпали поздние стадии развития спорофита, его размножение (т. е. образование спорангиев и тетраспор) и начальные стадии развития гаметофита. В моногенетических циклах у видов *Palmaria*, *Halosaccion* и *Rhodophysema* тетраспоры, образовавшиеся в результате мейоза, прорастают в гаметофит. После оплодотворения зигота на женском гаметофите или делится на две клетки, из которых верхняя становится тетраспорангием (*Rhodophysema*), или развивается в кладоталлий, продуцирующий тетраспоры (*Palmaria*, *Halosaccion*). Мейоз происходит в тетраспорангии, однако вегетативные стадии размножения и эмбриональные стадии спорофита выпадают и обе формы развития соединяются в одном онтогенезе.

У ряда представителей сем. *Phyllophoraceae* (*Gymnogongrus norvegicus*, *G. griffithsiae*, виды рода *Phyllophora*) гонимобласт на ранней стадии развития, минуя позднюю стадию образования карпоспор, вырастает в нематеций с тетраспорами. Спорофит не индивидуализируется и включается в онтогенез гаметофита, т. е. перестает быть спорофитом, так как соответствующая ядерная фаза в онтогенезе не реализуется. У других видов, например, у *Gymnogongrus devoniensis*, зигота проходит все стадии развития вплоть до образования карпоспор.

Явление тетраспоробластии, открытое у филлофоровых водорослей, по-видимому, распространено гораздо шире.

Изучая образцы водоросли с побережья Сев. Америки, определенные как *Schyzymenia epiphytica* (но скорее всего принадлежащие к роду *Opuntiella*), мы убедились, что образование нематеция у этого вида начинается с формирования на границе сердцевины и коры «ампулы» из ярко пигментированных клеток. В основании ампулы имеется крупная светопреломляющая сероватая клетка. Клетки ампулы располагаются короткими рядами. Они дают нити из удлиненных клеток. Эти нити пронизывают кору, кутикулу и выходят на поверхность слоевища. Там они стелются и разрастаются в нематеций. Центральная часть нематеция соединена нитями с ампулой, но краевая зона налегает на поверхность пластины, так что на срезе это сложное образование по форме можно сравнить со шляпочным грибом. Крупная клетка в основании ампулы соединена с окружающими ее клетками, от которых отходят короткие многоклеточные нити. От этой клетки развивается небольшое лопастное тело, соединенное с клетками ампулы. Весь этот комплекс удивительно напоминает ауксиллярную систему с клеткой слияния, из которой развиваются не карпоспоры, а нити образования, гомологичного тетраспорофиту, — тетраспоробласта. Это образование проходит две стадии развития: 1) рост внутри пластины («ампула») и 2) рост и размножение на поверхности пластины (нематеций). Предположение о том, что нематеций у изученного вида из рода *Opuntiella* есть не что иное, как тетраспоробласт, хорошо согласуется с открытием Cruoria-подобного тетраспорофита у близкородственного рода *Turnerella*.

У *Yamadaella cenomyce* (сем. *Nemaliaceae*) из карпогона развиваются нити типа Acrochaetium с терминальными тетраспорангиями. Эти нити можно уподобить тетраспоробласту гигартиновых (Abbott, 1970).

У *Halymenia floresia* (сем. *Halymeniaceae*) формы развития индивидуализированы. Слоевище кладомное, протонема — Acrochaetium-подобная, т. е. однорядно-нитчатая разветвленная, такая же, как и слоевище примитивных представителей флоридеевых из сем. *Acrochaetiaceae* (Hoek, Cortel-Breeman, 1970a). В культуре при некрозе верхушек ветвей из сохранившихся живыми клеток вырастала однорядно-нитчатая структура *Acrochaetium*, описанная ранее как эпифитная водоросль *Endorhodophycea halymeniae*. Далее изоляты из коры (коровые нити гаметофита) при культивировании развиваются в Acrochaetium-подобные пучки, которые самовоспроизводятся моноспорами. Объяснить эти факты можно однозначно. Развитие кладомного слоевища начинается с дифференциации меристемы. Именно с этого момента Acrochaetium-подобная протонема прорастает в кладомное макрослоевище (кладоталлий), которое надстраивается над ней. Меристема определяет развитие кладомного слоевища с момента своей дифференциации. Но как только ее доминантное влияние ослабевает (при некрозе верхушек ветвей), в программе реализуются скрытые, подавляемые до тех пор потенции акрохетиевого роста. То же происходит с изолятом. Лишенная доминантного организующего влияния меристемы выделенная нить коры гаметофита развивает Acrochaetium-подобное слоевище, которое, более того, начинает самовоспроизводиться.

Именно с этих позиций в понимании индивидуальности надо оценивать паразитизм у красных водорослей, в частности природу адельфопаразитизма.

Существовала ли в циклах *Rhodophyta* третья форма развития — карпоспорофит?

Для понимания этого следует уяснить, что же представляет собой размножение у красных водорослей.

Половое размножение происходит путем слияния подвижных или неподвижных клеток. Второй тип размножения называется конъюгацией. Половое размножение красных водорослей осуществляется первично неподвижными клетками и может быть определено как специализированный тип конъюгации (сообщение Simon-Bichard-Breaud (1971) о нахождении в спермациях рудимента жгутикового аппарата было позднее опровергнуто Broadwater и Scott (1983)).

Chadefaud (1963) рассматривает конъюгацию как первичную форму полового процесса у водорослей, более древнюю, чем слияние в половом процессе подвижных клеток. Размножение у красных водорослей этот исследователь называет протогамией, слабо эволюционировавшим типом гамии, находящимся в полном соответствии с систематическим положением этой группы «вблизи развилки между прокариотами и эукариотами» (1963 : 258).

У красных водорослей развитие далеко не всегда завершается образованием гонимобласта, принимаемого за паразитическую форму развития — так называемый карпоспорофит.

У примитивных представителей *Rhodophyta* карпогон — недифференцированная или слабодифференцированная вегетативная клетка; трихогины нет или имеется похожий на нее выступ в оболочке клетки или короткая трубка.

В ряде случаев моноспорангии и карпогон развиваются сходно и спермаций похож на моноспору. Гонимобласт не развивается. Зигота непосредственно прорастает в слоевище или делится с образованием карпоспор (*Porphyra*, *Bangia*, а также *Kyliniella* — Flint, 1953; *Erythrotrichia* — Herebout, 1968; *Rhodochaete parvula* — Boillot, 1969b, 1975).

В сем. *Acrochaetiaceae* карпогон более дифференцирован. Он образуется как боковой выступ вегетативной клетки, который отделяется от нее перегородкой или развивается терминально на 1—2-клеточной ветви. Из дистального конца карпогона вытягивается трихогина, которая, однако, развивается не всегда (Lee, Kurogi, 1978; Lee, Lindstrom, 1979). Гонимобласт развит слабо — в известных случаях он состоит из нескольких клеток. Иногда он не развивается (*Acrochaetium imitator* — Abbott, 1962; *Liagorophila* — Abbott, 1966). У *Acrochaetium pectinatum* зигота выходит из оболочки карпогона, прикрепляется к субстрату и развивается в спорофит (Abdel-Rachman, Magne, 1983).

Гонимобласт как система хорошо развитых, разветвленных нитей, все клетки которых или только их часть превращаются в карпоспоры, характерен для эволюционно более продвинутых представителей *Rhodophyta*.

Все это говорит о том, что эволюция полового размножения произошла в данной группе в современном ее понимании. Несмотря на то что характернейшей чертой красных водорослей является как соединение гаметофита и спорофита в одном онтогенезе, так и их раздельное существование (даже в пределах одного рода), нет никаких свидетельств о возможности существования в этой группе циклов со свободно живущим карпоспорофитом. Очевидно, этой формы развития никогда и не было.

Это заключение подтверждает и характер полового размножения у совершенно иных организмов — грибов. Так, у высших аскомицетов половое размножение напоминает таковое у красных водорослей, что в свое время дало основание считать их организмами, имеющими общее происхождение. Точно так же, как и у красных водорослей, у этих грибов зигота прорастает без периода покоя и развивается на слоевище. По-видимому, развитие зиготы с образованием аскогенных гиф и сумок у высших аскомицетов, с одной стороны, гонимобласта и карпоспор у красных водорослей — с другой, следует рассматривать как закономерные этапы, как особенность полового размножения первично неподвижными клетками у многоклеточных организмов, которое завершается мультипликацией зиготы (или полиэмбрионией — Петров, 1974).

Увеличение числа клеток размножения при планогамии происходит или перед образованием зигот, или после него, что и обеспечивает их множественность и определенную численность развивающегося из них поколения. При половом же размножении у красных водорослей мультипликация происходит после образования зигот. Возможно, то число зигот, которое дают два индивида, размножающиеся первично неподвижными клетками, гораздо меньше, чем то, которое дают два индивида, размножающиеся подвижными половыми клетками, образующимися в гаметангиях. В этом, видимо, состоит смысл и значение образования зародышевого спорангия у низших грибов, аскогенных гиф у аскомицетов, развивающих к тому же сумки неоднократно, нитей гонимобласта и карпоспор у красных водорослей.

Итак, что же представляют собой жизненные циклы? Что означает это явление? Жизненные циклы — это определенный этап в эволюции индивидуума и его индивидуальности. На этом этапе жизнь осуществилась и существует в огромных масштабах и огромном числе форм.

Красные, а вместе с ними и сифоновые водоросли, а также грибы — организмы, у которых индивидуальность менее выражена, чем в других группах многоклеточных организмов с половым размножением. В этих группах мы наблюдаем древний тип индивидуальности, которая эволюционировала через расщепление в жизненных циклах к индивидуальности, свойственной высшим растительным и животным организмам.

Такое понимание эволюции индивидуальности в органическом мире поможет нам уяснить не только эволюционные особенности изучаемой группы, но и специфические черты ее распространения.

ЛИТЕРАТУРА

Левин Г. Г. Жизненные циклы растений, их связи и эволюция. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 47, с. 1039—1059. — *Перестенко Л. П.* Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем. — Бот. журн., 1972,

т. 57, № 7, с. 750—764. — *Перестенко Л. П.* Красные водоросли дальневосточных морей СССР. *Turnerella* Schmitz, *Opuntiella* Kylin (*Solieriaceae*, *Gigartinales*). — Нов. сист. низш. раст., 1976, т. 13, с. 39—50. — *Петров Ю. Е.* Основные этапы эволюции циклов развития у водорослей. — В кн.: Проблемы филогении низших растений. М.: Наука, 1974, с. 30—37. — *Abbott I. A.* Some *Liagora*-inhabiting species of *Acrochaetium.* — Occasion. Pap. Bernice P. Bishop Mus., 1962, vol. 23, N 6, p. 77—120. — *Abbott I. A.* Observations on *Liagorophila endophytica*, a rare *species* in the *Acrochaetiaceae* (*Rhodophyceae*). — J. Phycol., 1966, vol. 2, N 4, p. 147—150. — *Abbott I. A. Yamadaella*, a new genus in the *Nemaliales* (*Rhodophyta*). — Phycol., 1970, vol. 9, N 2, p. 115—123. — *Abdel-Rachman M. H.*, *Magne F.* Existence d'un nouveau type de cycle développement chez les Rhodophycées. — C. R. Acad. Sci. Paris, sér. III, 1983, t. 296, N 14, p. 641—644. — *Ardré F.* Sur le cycle morphologique du *Gymnogongrus crenulatus* (Turn.) J. Ag. (Gigartinale, Rhodophycée) en culture. — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1977a, t. 285, N 5, p. 513—514. — *Ardré F.* Sur le cycle du *Schizymenia dubyi* (Chauv. ex Duby) J. Ag. (Nemastomacée, Gigartinale). — Rev. Alg., N. S., 1977b, t. 12, N 1—2, p. 73—86. — *Ardré F.* Sur les cycles morphologiques du *Gymnogongrus devoniensis* (Grev.) Schott. (*Gigartinales*, Phyllophoracées) en culture. — Rev. Alg., N. S., 1978, t. 13, N 2, p. 151—176. — *Ardré F.* Observations sur le cycle de développement du *Schizymenia dubyi* (Rhodophycée, Gigartinale) en culture. — Crypt.: Algol., 1980, t. 1, N 2, p. 111—140. — *Bodard M.* Étude morphologique et cytologique d'*Helminthocladia senegalensis* (Rhodophycées), Nemalionale nouvelle à carpotétraspores et à cycle haplodiplophasique. — Phycol., 1971, vol. 10, N 10, p. 361—374. — *Boillot A.* Sur l'alternance de générations hétéromorphes d'une Rhodophycée, *Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützing (*Gigartinales*). — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1965, t. 261, N 20, p. 4191—4193. — *Boillot A.* Sur l'existence d'un tétrasporophyte dans le cycle de *Scinaia furcellata* (Turner) Bivona, Némalionales. — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1968, t. 266, N 18, p. 1831—1832. — *Boillot A.* Sur le développement des tétraspores et l'édification du gamétophyte chez *Scinaia furcellata* (Turner) Bivona. — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1969a, t. 268, N 2, p. 273—275. — *Boillot A.* Sur le cycle de *Rhodochaete parvula* Thuret. — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1969b, t. 269, N 22, p. 2205—2207. — *Boillot A.* Sur la présence de tétraspores dans le cycle d'*Helminthora divaricata* (C. Agardh) J. Agardh (Rhodophycées, Némalionales). — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1971, t. 272, N 7, p. 932—933. — *Boillot A.* Cycle biologique de quelques Némalionales. — Botaniste, sér. LV, 1972a, fasc. 1—6, p. 207—250. — *Boillot A.* Le cycle de l'*Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kuetzing (Rhodophycée, Gigartinale). — Bul. Soc. Bot. France, Mem., 1972b, p. 275—292. — *Boillot A.* Le sporophyte de l'*Helminthocladia calvadosii* (Lamouroux) Setchell (Rhodophycée, Némalionale).— Botaniste, sér. LVI, 1973—1974, fasc. 1—6, p. 187—192. — *Boillot A.* Cycle biologique de *Rhodochaete parvula* (Thuret) (Rhodophycées, Bangiohycidées).— Pabbl. Staz. Zool. Napoli, 1975, t. 39, suppl., p. 67—83. — *Broadwater S.*, *Scott J.* Fibrous vacuole associated organelles (FVAOs) in the *Florideophyceae*: a new interpretation of the «appareil cinétique». — Phycol., 1983, vol. 22, N 3, p. 225—233. — *Cabioch J.* Un nouveau cas d'anomalie du cycle des *Gigartinales* (Algues Floridées). — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, t. 275, N 18, p. 1979—1981. — *Chadefaud M.* Sur les organes reproducteurs et l'évolution des Rhodophycées: une hypothèse. — Rev. Alg., N. S., 1963, t. 6, N 4, p. 255—269. — *Chadefaud M.* La morphologie des Végétaux inférieurs: données fondamentales et problèmes. — Mém. soc. Bot. France, 1968, t. 115, p. 5—41. — *Chen L. C.-M.* The sporophyte of *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries (*Rhodophyceae*, *Gigartinales*) in culture. — Phycol., 1977, vol. 16, N 2, p. 163—168. — *Chen L. C.-M.*, *Edelstein T.*, *McLachlan J.* The life history of *Gigartina stellata* (Stackh.) Batt. (*Rhodophyceae*, *Gigartinales*) in culture. — Phycol., 1974, vol. 13, N 4, p. 287—294. — *Chichara M.* Life cycle of the bonnemaisoniaceous algae in Japan. (I). — Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, sect. B, 1961, vol. 10, N 153, p. 121—153. — *Chichara M.* Germination of carpospores of *Pikea californica* and *Schimmelmannia plumosa* as found in Japan with special reference to their life history. — Bul. Soc. Bot. France, Mém., 1972, p. 313—322. — *Godomier L.* Sur l'alternance de générations hétéromorphes du *Neurocaulon grandifolium* Rodriguez (Rhodophycée, Gigartinale). — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1969, t. 269, N 12, p. 1060—1062. — *Cortel-Breeman A. M.*, *Hoek C.*, *van den* Life history studies on *Rhodophyceae.* I. *Acrosymphyton purpuriferum* (J. Ag.) Kyl. — Acta Bot. Neerl., 1970, vol. 19, N 2, p. 265—284. — *Couté A.* Sur le cycle morphologique du *Liagora tetrasporifera* comparé à celui du *Liagora distenta* (Rhodophycées, Némalionales, Helminthocladiacées). — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1971, t. 273, N 6, p. 626—629. — *DeCew T. C.*, *West J. A.* Life history relationship between *Gymnogongrus leptophyllus* and *Erythrodermis* (=*Petrocelis*) *haematis.* — Brit. Phycol. J., 1977, vol. 12, p. 118. — *De Cew T. C.*, *West J. A.* The life histories in the *Phyllophoraceae* (*Rhodophyta* : *Gigartinales*) from the Pacific coast of North America. I. *Gymnogongrus linearis* and *G. leptophyllus.* — J. Phycol., 1981a, vol. 17, N 3, p. 240—250. — *DeCew T. C.*, *West J. A.* Investigations on the life histories of three *Farlowia* species (*Rhodophyta*: *Cryptonemiales*, *Dumontiaceae*) from Pacific North America. — Phycol., 1981b, vol. 20, N 4, p. 342—351. — *DeCew T. C.*, *West J. A.* A sexual life history in the *Rhodophysema* (*Rhodophyceae*), a re-interpretation. — Phycol., 1982, vol. 21, N 1, p. 67—74. — *DeCew T. C.*, *West J. A.*, *Ganesan E. K.* The life histories and developmental morphology of two species of *Gloiosiphonia* (*Rhodophyta* : *Cryptonemiales*, *Gloiosiphoniaceae*) from the Pacific coast of North America. — Phycol., 1981, vol. 20, N 4, p. 415—423. — *Dixon P. S.*, *Richardson W. N.* The life history of *Thuretellopsis peggiana* Kylin. — Brit. Phycol. J., 1969, vol. 4, N 1, p. 87—89. — *Dring M. J.* Effects of daylength on growth and reproduction of Conchocelis-phase of *Porphyra tenera.* — J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1967, vol. 47, N 3, p. 501—510. — *Edelstein T.* The life history of *Gloiosiphonia capillaris* (Hudson) Carmichael. — Phycol., 1970, vol. 9, N 1, p. 55—59. — *Edelstein T.*, *Chen L. C.-M.*, *McLachlan J.* Reproductive structures of *Gigartina stellata* (Stackh.) Batt. (*Gigartinales*, *Rhodophyceae*) in nature and culture. — Phycol., 1974, vol. 13, N 2, p. 99—107. — *Edelstein T.*, *McLachlan J.* Further observation on *Gloio-*

siphonia capillaris (Hudson) Carmichael in culture. — Phycol., 1971, vol. 10, N 2/3, p. 215—219. — *Farncham W. F.*, *Fletcher R. L.* The occurrence of a *Porphyrodiscus simulans* Batt. phase in the life history of *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries. — Brit. Phycol. J., 1976, vol. 11, N 2, p. 183—190. — *Feldmann J.* Une Némalionale à carpotétraspores: *Helminthocladia hudsonii* (C. Ag.) J. Ag. — Bul. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord., 1939, t. 30, N 3, p. 87—97. — *Feldmann J.* Les cycles de reproduction des algues et leurs rapports avec la phylogénie. — Rév. Cytol. et Biol. Végét., 1952, t. 13, fasc. 1—2, p. 1—49. — *Feldmann G.* Le développement des tétraspores de *Falkenbergia rufalonosa* et le cycle des *Bonnemaisoniales.* — Rev. Gén. Bot., 1965, t. 72, N 857, p. 621—626. — *Feldmann J.* Les problèmes actuels de l'alternance de générations chez les algues. — Bul. Soc. Bot. France, Mém., 1972, p. 7—38. — *Feldmann J.*, *Feldmann G.* Recherches sur les Bonnemaisoniacées et leur alternance de générations. — An. Sci. Nat. Bot., ser. XI, 1942, t. 111, p. 75—175. — *Flint L. H.* *Kyliniella* in America. — Phytomorph., 1953, t. 3, N 1, p. 76—80. — *Fries L.* The sporophyte of *Nemalion multifidum* (Weber et Mohr) J. Ag. — Svensk. Bot. Tidskr., 1967, Bd 61, Hf 4, S. 457—462. — *Herebout G. R.* Studies on the *Erythropeltidaceae* (*Rhodophyceae — Bangiophycidae*). — Blumea, 1968, vol. 16, N 1, p. 139—157. — *Hoek C.*, *van den*, *Cortel-Breeman A. M.* Life history studies on *Rhodophyceae.* II. *Halymenia floresia* (Clem.) Ag. — Acta Bot. Neerl., 1970a, vol. 19, N 3, p. 341—362. — *Hoek C.*, *van den*, *Cortel-Breeman A. M.* Life history studies on *Rhodophyceae.* III. *Scinaia complanata* (Collins) Cotton. — Acta Bot. Neerl., 1970b, vol. 19, N 4, p. 457—466. — *Hofmeister W.* Vergleichende Untersuchungen der Entwicklung höheren Kryptogamen U. S. W., Leipzig, 1851. — *Hurdelbrink L.*, *Schwantes H. O.* Sur le cycle de développement de *Batrachospermum.* — Bul. Soc. Bot. France, Mém., 1972, p. 269—274. — *Jones W. E.*, *South R. M.* The occurrence of tetraspores in the life history of *Naccaria wiggii* (Turn.) Endl. — Brit. Phycol. J., 1970, vol. 5, N 1, p. 91—95. — *Kim D. H.* A study of the development of cystocarps and tetrasporangial sori in *Gigartinaceae* (Rhodophyta, Gigartinales). — Nov. Hedw., 1976, Bd 27, Hf 1—3, S. 1—154. — *Kylin H.* Über die Befruchtung und Reduktionsteilung bei *Nemalion multifidum.* — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1916, Bd 34, S. 257—272. — *Kylin H.* Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien. — Lunds Univ. Årsskrift., N. F., 1928, Avd. 2, Bd 24, N 4, S. 1—127. — *Kylin H.* Die Gattungen der Rhodophyceen. — Lund. CWK Gleerups Förlag, 1956. 669 S. — *Lee Y. P.*, *Kurogi M.* Sexual reproductive structure and postfertilization in *Rhodochorton subimmersum* Setchell et Gardner. — Jap. J. Phycol., 1978, vol. 26, N 3, p. 115—119. — *Lee Y. P.*, *Lindstrom S.* *Audouinella kurogii*, a new marine red alga (*Acrochaetiaceae*) from eastern Hokkaido. — Jap. J. Phycol., 1979, vol. 27, N 3, p. 115—122. — *Magne F.* Sur la caryologie de deux Rhodophycées considérées jusqu'ici come à cycle cytologique entièrement haplophasique. — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1961a, t. 252, N 25, p. 4023—4024. — *Magne F.* Sur le cycle cytologique du *Nemalion helminthoides* (Velley) Batters. — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1961b, t. 252, N 1, p. 157—159. — *Magne F.* Les Rhodophycées à cycle haplophasique existent-elles? — C. R. IV^{e} Congrès Int. des Algues Marines. Biarritz, 1961. 1964a, p. 112—116. — *Magne F.* Recherches caryologiques chez les Floridées (Rhodophycées). — Cah. Biol. Mar., 1964b, t. 5, N 5, p. 461—671. — *Magne F.* Sur l'existence chez les *Lemanea* (Rhodophycée, Némalionales) d'un type de cycle de développement encore inconnu chez les Algues rouges. — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1967a, t. 264, N 23, p. 2632—2633. — *Magne F.* Sur le déroulement et le lieu de la meiose chez les Lémanéacées (Rhodophycées, Némalionales). — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1967b, t. 265, N 9, p. 670—673. — *Magne F.* Sur le cycle de développement des Rhodophycées. — Botaniste, sér. L, fasc. 1—6, 1967c, p. 297—308. — *Magne F.* L'évolution du cycle de développement chez les Rhodophycées. — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1970, t. 271, N 19, p. 1672—1674. — *Magne F.* Le cycle de développement des Rhodophycées et son évolution. — Bul. Soc. Bot. France, Mém., 1972, p. 247—268. — *Magne F.* On two new types of life history in the *Rhodophyta.* — Crypt.: Algol., 1982, t. 3, N 4, p. 265—271. — *Magne F.*, *Abdel-Rachman M. H.* La nature exacte de l'*Acrochaetium polyidis* (Rhodophycées, *Acrochaetiales*). — Crypt.:Algol., 1983, t. 4, N 1—2, p. 1—35. — *Masuda M.* The life history of *Ahnfeltia concinna* J. Agardh (*Rhodophyta, Gigartinales*) from Japan. — Jap. J. Phycol., 1983, vol. 31, N 4, p. 180—189. — *Masuda M.*, *Kurogi M.* The life history of *Gigartina ochotensis* (Ruprecht) Ruprecht (*Rhodophyta*) in culture. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. V, 1981, vol. 12, N 3, p. 165—171. — *Masuda M.*, *Uchida T.* On the life history of *Gigartina ochotensis* (Rupr.) Rupr. from Muroran, Hokkaido. — Bul. Jap. Soc. Phycol., 1976, vol. 24, N 2, p. 41—47. — *Meer J. P.*, *van der.* The life history of *Halosaccion ramentaceum.* — Can. J. Bot., 1981, vol. 59, N 4, p. 433—436. — *Meer J. P.*, *van der*, *Todd E. K.* The life history of *Palmaria palmata* in culture. A new type for the *Rhodophyta.* — Can. J. Bot., 1980, vol. 58, N 11, p. 1250—1256. — *Newroth P. R.* Studies on life histories in the *Phyllophoraceae.* I. *Phyllophora truncata* (*Rhodophyceae, Gigartinales*). — Phycol., 1971, vol. 10, N 4, p. 345—354. — *Ohta M.*, *Kurogi M.* On the life history of *Rhodochorton purpureum* (Lightf.) Rosenvinge from Hokkaido in culture. — Jap. J. Phycol., 1979, vol. 27, N 3, p. 161—167. — *Ohno J.*, *Masuda M.*, *Kurogi M.* Reproductive phenology of *Gigartina pacifica-ochotensis* and *Petrocelis* (*Rhodophyta*) in Oshoro Bay, Hokkaido. — Jap. J. Phycol., 1982, vol. 30, N 2, p. 125—133. — *Polanshek A. R.*, *West J. A.* Culture and hybridization studies on *Gigartina papillata* (*Rhodophyta*). — J. Phycol., 1977, vol. 13, N 2, p. 141—149. — *Ramus J.* The developmental sequence of *Pseudogloiophloea* in culture. — J. Phycol., 1968, vol. 4, suppl., p. 4. — *Richardson N.* Studies on the photobiology of *Bangia fuscopurpurea.* — J. Phycol., 1970, vol. 6, N 2, p. 215—219. — *Richardson N.*, *Dixon P. S.* Culture studies on *Thuretellopsis peggiana* Kylin. — J. Phycol., 1970, vol. 6, N 2, p. 154—159. — *Rueness J.* A note on development and reproduction in *Gigartina stellata* (*Rhodophyceae, Gigartinales*) from Norway. — Brit. Phycol. J., 1978, vol. 13, N 1, p. 87—90. — *Schotter G.* Recherches sur les Phyllophoracées. Notes posthumes publiées par J. Feldmann et M. F. Magne. — Bul. Inst. Océanogr., Monaco, 1968, vol. 67, N 1383. 99 p. — *Simon-Bichard-Breaud J.* Un appareil cinétique dans les gamétocystes mâle d'une Rho-

dophycée: *Bonnemaisonia hamifera* Hariot. — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1971, t. 273, N 15, p. 1272—1275. — *South G. R.*, *Hooper R. G.*, *Irvine L. M.* The life history of *Turnerella pennyi* (Herv.) Schmitz. — Brit. Phycol. J., 1972, vol. 7, p. 221—233. — *Stosch H. A.*, *von.* The sporophyte of *Liagora farinosa* Lamour. — Brit. Phycol. Bul., 1965, vol. 2, N 6, p. 486—496. — *Strasburger E.* Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus.* — Jahrb. Wiss. Bot., 1897, Bd 30, S. 351—374. — *Svedelius N.* Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata*, ein Beitrag zur Frage der Reduktionsteilung der nicht tetrasporenbildenden Florideen — Nov. Acta Reg. Soc. Sci. Upsal., ser. 4, 1915, vol. 4, N 4, S. 660—662. — *Umezaki I.* The tetrasporophyte of *Nemalion vermiculare* Suringar. — Rev. Algol., N. S., 1967, t. 9, N 1, p. 19—24. — *Umezaki I.* The tetrasporophyte of *Scinaia japonica* Setchell (*Nemaliales — Rhodophyta*). — Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 1971, vol. 19, N 2/3, p. 65—71. — *Umezaki I.* The life histories of some *Nemaliales* whose tetrasporophytes were unknown. — Contr. Syst. Benth. Mar. Algae North Pac., 1972, p. 231—242. — *Umezaki I.* Life histories in the *Florideophyceae* and their evolution. — Acta Phytotax. Geobot., 1977, vol. 28, N 1—3, p. 1—18. — *West J. A.* The life histories of *Rhodochorton purpureum* and *Rhodochorton tenue* in culture. — J. Phycol., 1967, vol. 3, suppl., p. 11. — *West J. A.* Morphology and reproduction of the red alga *Acrochaetium pectinatum* in culture. — J. Phycol., 1968, vol. 4, N 2, p. 89—99. — *West J. A.* The life histories of *Rhodochorton purpureum* and *R. tenue* in culture. — J. Phycol., 1969, vol. 5, N 1, p. 12—21. — *West J. A.* A monoecious isolate of *Rhodochorton purpureum.* — J. Phycol., 1970, vol. 6, N 4, p. 368—370. — *West J. A.* The life history of *Petrocelis franciscana.* — Brit. Phycol. J., 1972, vol. 7, p. 299—308. — *West J. A.*, *Polanshek A. R.* A *Gigartina* species with a crustose tetrasporophyte. — J. Phycol., 1972, vol. 8, suppl., p. 11. — *West J. A.*, *Polanshek A. R.*, *Guiry M. D.* The life history in culture of *Petrocelis cruenta* J. Agardh (*Rhodophyta*) from Ireland. — Brit. Phycol. J., 1977, vol. 12, N 1, p. 45—53. — *West J. A.*, *Polanshek A. R.*, *Shevlin D. E.* Field and culture studies on *Gigartina agardii* (*Rhodophyta*). — J. Phycol., 1978, vol. 14, N 4, p. 416—426. — *Wynne M. J.* Life history and systematic studies of some Pacific North American *Phaeophyceae.* — Univ. Calif. Publ. Bot., 1969, vol. 50. 88 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 VI 1984.

SUMMARY

There is no (and there was never) the third generation (carposporophyte) in the life cycle of the red algae. Sexual reproduction in this group is a specialized form of conjugation. The zygote development in *Rhodophyta* resulted in gonimoblast formation is a stage of sexual reproduction terminating in zygote multiplication (=carpospores formation). Development of generations in the life cycles of *Rhodophyta* occurs according to a common programm which is realized in two individuals connected to each other by reproductive cells. When some periods in the ontogeny are omitted, the development of one of the individuals continuates that of another one. Sporophyte and gametophyte physiologically integrate, formation of either type of reproductive cells being omitted. This indicates that there is primary, ancient, individuality in the life cycles of *Rhodophyta* which evolved through the splitting in two in the life cycles towards the individuality of higher plant and animal organisms.

СООБЩЕНИЯ

УДК 576.3 : 582.281.144 : 635.21

М. А. Проценко

ИЗМЕНЕНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ И ПРОЦЕССА БИОСИНТЕЗА СТЕНКИ КЛЕТКИ КЛУБНЯ *SOLANUM TUBEROSUM (SOLANACEAE)* ПРИ ВНЕДРЕНИИ *PHYTOPHTHORA INFESTANS*

M. A. PROTSENKO ULTRASTRUCTURAL AND BIOSYNTHETIC CHANGES IN *SOLANUM TUBEROSUM* (*SOLANACEAE*) TUBER CELL WALL DURING THE INVASION OF *PHYTOPHTHORA INFESTANS*

При изучении ультраструктуры стенки паренхимной клетки клубня картофеля в процессе внедрения возбудителя фитофтороза, а также слоев, откладывающихся на поверхности взаимодействия гриба и растения, и особенностей ультраструктуры цитоплазмы пораженной клетки обнаружено, что под действием ферментов гриба клеточная стенка разрушается локально и в ней активируется пероксидаза. Интенсификация процессов обмена веществ в пораженной клетке, выражающаяся в увеличении объема цитоплазмы, деформации ядра, развитии эндоплазматического ретикулума, приводит к формированию вблизи гиф слоев, состоящих из веществ, похожих на вещества, составляющие нормальную стенку растения, процесс биосинтеза которых видоизменен под действием гриба.

За последнее время в литературе накоплен значительный материал по ультраструктуре клетки картофеля при внедрении возбудителя фитофтороза (Проценко, 1982; Coffey, Wilson, 1983). Однако нет еще полного объяснения механизмов действия гриба на клетку растения-хозяина и реакции растительной клетки. В настоящей работе сделана попытка рассмотреть полученные нами данные по ультраструктуре поверхности взаимодействия гриба *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary и клетки клубня картофеля.

Материал и методика

Гриб культивировали на агаризованной овсяной среде в течение 10 дней при температуре 20 °С, после чего заливали культуру стерильной дистиллированной водой и выдерживали 2 ч при 4°. Полученную суспензию зооспор использовали для инокуляции.

Как известно, при фитофторозе картофеля одна из реакций устойчивости растений к заболеванию — реакция сверхчувствительности, приводящая к гибели клетки растения и гифы гриба вскоре после внедрения и исключающая их дальнейшие взаимоотношения (несовместимая комбинация расы гриба и сорта растения). Если реакция сверхчувствительности не возникает, гриб распространяется в клетке, вызывая ряд ответных реакций и затем — гибель пораженной клетки (совместимая комбинация). Работу проводили на сортах картофеля, имеющих гены устойчивости к фитофторозу (R-гены), совместимые и несовместимые с использованными расами гриба, а также на высоковосприимчивом сорте, не имеющем R-генов и не обладающем горизонтальной устойчивостью.

Из паренхимы клубней картофеля вырезали диски диаметром 18 и толщиной около 5 мм, которые после промывания в водопроводной воде помещали во влажную камеру. Через 18—20 ч на диски наносили суспензию зооспор. После инкубации в течение 2, 4 или 20 ч срезали верхний слой диска толщиной около

1 мм. Его нарезали на кусочки размером 1×0.5 мм, которые фиксировали в 3 %-ном растворе глутарового альдегида в 0.1 *M* фосфатном буфере (pH 6.8). После промывки в том же буфере и дополнительной фиксации в 1 %-ном растворе OsO_4 материал обезвоживали в серии растворов ацетона повышающейся концентрации и заливали в эпон по общепринятой методике (Luft, 1961). Ультратонкие срезы, полученные на ультрамикротоме LKB-3, окрашивали уранилацетатом и цитратом свинца (Reynolds, 1963) и просматривали под электронным микроскопом JEM-7A.

Активность пероксидазы выявляли по методу А. Б. Новикова (Novikoff, Goldfischer, 1969; Гайер, 1974) после инкубации в среде, содержащей 3,3′-диаминобензидинтетрагидрохлорид, H_2O_2, $MnCl_2$, при pH 9 и 5, обезвоживали и заливали в эпон. Ультратонкие срезы просматривали под электронным микроскопом без дополнительного контрастирования. Контролем служил материал, инкубированный в среде, содержащей 10^{-3} *M* NaN_3, в среде без H_2O_2, а также прогретый в 1.5 %-ном растворе глутарового альдегида.

Поскольку прорастание зооспор и внедрение их в клетки ткани клубня картофеля не происходят синхронно, о стадиях взаимоотношений гриба и растения можно судить только на основании степени развития гриба в клетке, которую контролировали под световым микроскопом. При этом ранними стадиями считали такие, когда гриб проникал в клетку на сравнительно небольшое расстояние (не более 10—20 мкм), что можно было наблюдать, хотя и с разной частотой, в материале, фиксированном в разные сроки. Поздними считали стадии, когда гриб проникал в клетку на значительную глубину посредством длинных гиф.

Результаты исследований

На ранних стадиях заражения слабо проявляются различия в электронно-микроскопической картине между разными комбинациями расы *Ph. infestans* и сорта картофеля (Hohl, Suter, 1976; Проценко, 1978, 1982), поэтому далее мы опишем картину, общую для всех изученных комбинаций расы и сорта, отмечая, когда это необходимо, особенности, характерные только для определенных комбинаций. В процессе внедрения гриба в клетку происходят изменения в ультраструктуре сформировавшейся ранее стенки паренхимной клетки. Гифа гриба тесно прилегает к клеточной стенке. При этом вещество стенки размягчается под действием ферментов гриба, о чем можно судить по образованию валика, окружающего гифу в месте контакта со стенкой (табл. I, *1*). Прободение стенки осуществляется инфекционным выростом, который представляет собой кончик гифы, не имеющий собственной стенки на вершине и заполненный везикулами (Проценко, 1978). Его диаметр значительно меньше диаметра как межклеточной, так и внутриклеточной гиф. Контакт инфекционного выроста со стенкой клетки растения приводит к ее локальному разрушению. Поскольку в местах прободения стенки не происходит смещения микрофибрилл целлюлозы, можно предположить наличие ферментативного воздействия гриба. Общая схема дальнейшего развития гриба в клетке вполне соответствует тому, что известно относительно большинства биотрофных грибов-паразитов (Проценко, 1980). Между проникшим в полость клетки инфекционным выростом и цитоплазмой клетки-хозяина формируется поверхность взаимодействия, которая ограничена стенкой гриба с одной стороны и плазматической мембраной растения — с другой. Стенка находящейся в клетке гифы либо непосредственно контактирует с плазматической мембраной клетки клубня картофеля (при этом к мембране нередко тесно прилегают цистерны эндоплазматического ретикулума — табл. I, *2*), либо между стенкой гифы и мембраной клетки растения образуется пространство, ширина которого варьирует в значительных пределах. По мере увеличения размеров гифы плазматическая мембрана клетки клубня инвагинирует, постоянно окружая гифу.

Реакция на пероксидазу позволяет выявить ее активность в срединной пластинке стенок всех клеток, находящихся на поверхности диска из клубня картофеля. Активность пероксидазы выявляется также в толще стенок клеток, поврежденных при разрезании клубня. При этом в расположенной рядом стенке неповрежденной клетки активность отсутствует. В месте прободения стенки

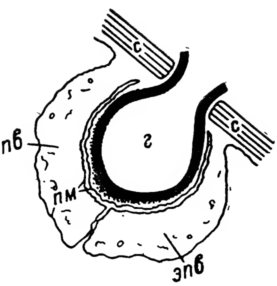


Схема расположения плазматической мембраны (*пм*) растительной клетки вокруг гифы *Phytophthora infestans* и слоя электронно-прозрачного вещества (*эпв*).

с — стенка клетки растения, *г* — гифа гриба.

грибом заметно значительное увеличение активности пероксидазы, особенно при несовместимой комбинации расы гриба и сорта растения. Активность выявляется в участке стенки, непосредственно примыкающем к гифе (табл. I, *3*).

При внедрении гриба в клетку клубня картофеля на ранних стадиях не выявляется разница в ультраструктуре между совместимой и несовместимой комбинациями расы гриба и сорта растения. Вблизи кончика гифы, который мы определяли по большому числу везикул, что вообще характерно для кончика гифы грибов (Grove, Bracker, 1970), часто обнаруживается электронно-плотное зернистое вещество. Здесь плазматическая мембрана растения нередко образует глубокие инвагинации (табл. II, *1*). Мы обнаружили высокую активность пероксидазы в слое этого вещества (табл. II, *2*).

При несовместимой комбинации расы и сорта пораженная клетка погибает в результате реакции сверхчувствительности. Как отмечалось неоднократно, эта реакция не проходит одинаково и одновременно во всех пораженных клетках данной ткани. В клетках, оставшихся живыми как при совместимой, так и при несовместимой комбинациях расы и сорта, на более поздних стадиях наблюдаются новообразования веществ, которые располагаются вблизи гиф, а также ряд изменений в ультраструктуре цитоплазмы пораженной клетки.

Электронно-прозрачное вещество обычно имеет контакт со стенкой клетки растения и охватывает основание длинной гифы или полностью окружает короткую гифу (табл. II, *3*). Оно, как правило, содержит мембранные включения, происходящие, по-видимому, из остатков везикул, обеспечивающих транспорт и выделение вещества из цитоплазмы. Между слоем этого вещества и стенкой гифы находится мембрана. Обычно она сильно извита, но в отдельных участках располагается более ровно и тогда можно видеть, что в действительности она состоит из двух мембран, находящихся близко одна к другой (табл. II, *4*). Такое своеобразное расположение мембран, видное на срезе, можно объяснить сложной инвагинацией плазматической мембраны клетки растения вокруг гифы гриба и слоя электронно-прозрачного вещества, что иллюстрирует схема (см. рисунок).

Только при совместимой комбинации расы гриба и сорта растения между плазмолеммой растительной клетки и стенкой гифы обнаружено волокнистое умеренно электронно-плотное вещество, расположенное вдоль стенок некоторых гиф на значительном протяжении. Следует отметить, что мембрана, окружающая такие гифы, практически не имеет инвагинаций (табл. II, *5*). Слой волокнистого вещества сохраняется вблизи гиф даже в клетках с сильно разреженной гиалоплазмой и разрушенными органеллами, т. е. погибших.

Если цитоплазма клетки клубня картофеля не коагулировала в результате реакции сверхчувствительности, то позднее в ней наблюдается ряд изменений, свидетельствующих о том, что клетка еще в течение некоторого времени после внедрения гриба сохраняет жизнеспособность. Известно, что паренхимные клетки в дисках из клубней картофеля, пораженные возбудителем фитофтороза, существенно различаются по ультраструктуре цитоплазмы (Hohl, Stössel, 1976; Shimony, Friend, 1977; Проценко, 1982). В некоторых из них гиалоплазма разрежена, свободные рибосомы практически отсутствуют, хотя органеллы, как правило, сохраняют характерные черты строения. В других клетках гиалоплазма электронно-плотная, содержит большое число рибосом, митохондрий и других органелл, вакуоли на срезах занимают небольшую площадь. Такое же различие мы наблюдали после инокуляции и в дисках из клубней высоковосприимчивого к фитофторозу сорта картофеля. Кроме того, в некоторых клетках клубней этого сорта цитоплазма занимала практически всю полость. Ядро имело чрезвычайно сложную амебовидную форму, его оболочка была пронизана большим числом пор (табл. III). Некоторые участки цитоплазмы содержали скопление элементов эндоплазматического ретикулума (табл. IV, *1*). В цитоплазме наблюдалось также большое число митохондрий, диктиосом, микротел, часто с кристаллами. Отдельные участки цитоплазмы, включающие органеллы и небольшие вакуоли, были разрежены и окружены двойной мембраной (табл. IV, *2*, *2а*). Такие же структуры, названные «ложными вакуолями», обнаружены в клетках листовых железок, секретирующих гликопротеиды (Kristen, 1977). Предполагается, что в них накапливается секрет, выделяемый клеткой.

Обсуждение результатов

Тесный контакт гифы гриба со стенкой клетки растения-хозяина — необходимое условие успешного внедрения патогена. Показано, что при инфицировании грибами растений, не являющихся для них хозяевами, контакт между гифой и стенкой клетки растения отсутствует, что делает невозможным распространение гриба (Heath, 1980). При электронно-микроскопическом изучении проникновения *Phytophthora infestans* разных рас в клетки клубней картофеля разных сортов мы не обнаружили различий в способности гиф контактировать с клеточной стенкой растения. Очевидно, различия между совместимыми и несовместимыми комбинациями расы и сорта выражаются иначе, чем в способности гриба проникать в клетку, и проявляются на более поздних стадиях взаимоотношений гриба и растения.

В цитоплазме инфекционного выроста, осуществляющего прободение клеточной стенки, имеется большое число везикул, что характерно для кончика гифы (Grove, Bracker, 1970). Показано, что везикулы содержат как вещества, из которых формируется стенка гифы, так и ферменты, способные разрушить стенку растения (Bartnicki-Garcia, 1973).

В процессе развития *Ph. infestans* внутри клетки клубня картофеля, как и у многих других пар паразит—хозяин, пространство между стенкой гифы и цитоплазмой растения оказывается заполненным веществами, которые при рассматривании под электронным микроскопом имеют структуру трех типов: электронно-плотное зернистое вещество, электронно-прозрачное вещество с включением мембранных структур, умеренно электронно-плотное волокнистое вещество. В соответствии с имеющимися в литературе данными слой электронно-плотного вещества дает положительную реакцию на полисахариды (Allen, Friend, 1983; Coffey, Wilson, 1983). Мы обнаружили в ней высокую активность пероксидазы.

Электронно-прозрачный слой содержит каллозу, пектин, целлюлозу (Aist, 1976). Слой волокнистого вещества часто описывают при уравновешенных взаимоотношениях гриба-эндофита и растения-хозяина (Проценко, 1980). В нем обнаруживают пектиновые вещества (Lalonde, Knowles, 1975). Таким образом, вещества, откладывающиеся вокруг гриба в клетке растения-хозяина, похожи на те, которые входят в состав нормальной стенки растительной клетки (Альберсхейм, 1968).

Как известно, способность синтезировать клеточную стенку является неотъемлемым свойством растительного протопласта, которое интенсивно изучается в настоящее время (Klein e. a., 1981, а также обзоры: Willison, 1976; Бутенко, 1981). По-видимому, внедрение гриба между клеточной стенкой и протопластом стимулирует по крайней мере локально процессы, обычно развивающиеся при искусственном удалении клеточной стенки. Изменение этих процессов в виде формирования каллозного бугорка описано при механическом микроповреждении клетки путем введения инородного тела — стеклянной иглы (Nims e. a., 1967). По воздействию на клетку и на выделяемые ею вещества гриб, очевидно, отличается от нейтрального инородного тела, поэтому вблизи гриба наблюдается формирование слоев, различающихся по структуре и составу в зависимости от способа и интенсивности действия.

При формировании первичной клеточной стенки, содержащей значительное количество пектина, цистерны эндоплазматического ретикулума играют важную роль, располагаясь вдоль образующейся стенки. При этом не всегда отмечается увеличение активности аппарата Гольджи (Альберсхейм, 1968). Эндоплазматический ретикулум, наблюдаемый вблизи гиф возбудителя фитофтороза, как и других грибов, в клетке растения-хозяина, выполняет, вероятно, такую же функцию, участвуя в формировании слоя волокнистого вещества вокруг гифы гриба. Предполагается, что вещество этого слоя может служить источником питания для гриба (Lalonde, Knowles, 1975; Голубева, 1979). По-видимому, гриб совместимой с сортом расы по крайней мере в начале его развития в клетке не вызывает существенного повреждения цитоплазмы, которая реагирует на его присутствие лишь как на нейтральное инородное тело. При несовместимой комбинации эти реакции, очевидно, замаскированы или ингибируются.

Внедрение биотрофных паразитов в клетку растения-хозяина сопровождается, как уже указывалось, интенсификацией процессов обмена веществ (Sequeira, 1973). При внедрении *Ph. infestans* в клетку клубня картофеля также отмечали усиление движения и увеличение объема цитоплазмы, возрастание размеров ядра (Kitazawa e. a., 1973). Вероятно, такая интенсификация наряду с другими процессами обеспечивает и синтез веществ, откладывающихся вблизи гиф. Как правило, масштабы этих изменений не выходят за пределы, свойственные многим паренхимным клеткам. Однако в клетках высоковосприимчивого к фитофторозу сорта картофеля мы обнаружили ядро сильно измененной формы, представляющее собой на срезе систему тяжей, разделенных тяжами цитоплазмы, а также интенсивно развитую эндоплазматическую сеть, ложные вакуоли с двойной мембраной в цитоплазме. Эти особенности ультраструктуры сопоставимы с теми, которые характерны для клеток, секретирующих гликопротеиды (Васильев, 1977; Fahn, 1979). В клетках, содержащих гифы *Ph. infestans*, секретом, по-видимому, являются вещества, формирующие слой вокруг гифы. В клетках высоковосприимчивого сорта наиболее массивным оказывается слой электронно-прозрачного вещества с мембранными включениями. Возможно, что изменения в цитоплазме свидетельствуют о процессах, ведущих к синтезу именно этого вещества. Электронно-прозрачное вещество, представляющее собой главным образом каллозу, нередко препятствует распространению гриба в клетке, особенно в том случае, если его формирование происходит быстрее, чем рост гриба (Aist, 1976). Очевидно, такому его действию способствует инвагинация плазмолеммы между слоем электронно-прозрачного вещества и стенкой гриба (так же, как у некоторых других пар паразит—хозяин — Littlefield, Bracker, 1972; McKeen, Rimmer, 1973), что затрудняет или делает невозможным транспорт веществ как от гриба к растению, так и в обратную сторону, т. е. является препятствием для действия ферментов и токсинов гриба на клетку растения, а также для поступления в гифу питательных веществ. Хотя электронно-прозрачное вещество присутствует нередко и при совместимой, и при несовместимой комбинациях расы гриба и сорта растения, оно, вероятно, может служить одним из факторов полевой устойчивости, отличающейся от устойчивости, обусловленной реакцией сверхчувствительности (Heath, 1974).

Обнаруженное нами увеличение активности пероксидазы в определенных участках клетки согласуется с изложенными выше представлениями, так как известна роль этого фермента в процессах, связанных с действием регуляторов роста, участвующих в формировании клеточной стенки (Schneider, Wightman, 1974), а также с лигнификацией, которая происходит при поражении картофеля возбудителем фитофтороза (Stafford, 1974; Friend, 1976).

Таким образом, возбудитель фитофтороза картофеля, так же как и многие другие биотрофные фитопатогенные грибы, способен вызывать локальное разрушение клеточной стенки растения-хозяина. В некоторых клетках клубней высоковосприимчивого к фитофторозу сорта картофеля отмечены изменения, характерные для клеток, секретирующих гликопротеиды. По-видимому, секретом таких клеток являются вещества, откладывающиеся вокруг гиф гриба. Локализация этих веществ, активирование пероксидазы, а также изменения в ультраструктуре цитоплазмы пораженной клетки позволяют считать, что под действием гриба происходит видоизменение процесса формирования клеточной стенки растения.

ЛИТЕРАТУРА

Альберсхейм П. Ультраструктура и функция клеточной оболочки. — В кн.: Биохимия растений / Под ред. Дж. Боннера, Дж. Варнера. М.: Мир, 1968, с. 162—177. — *Бутенко Р. Г.* Изолированные протопласты растений — объект и модель для физиологических исследований. — В кн.: Культура клеток растений. Л.: Наука, 1981, с. 69—84. — *Васильев А. Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Гайер Г.* Электронная гистохимия. — М.: Мир, 1974. 333 с. — *Голубева О. Г.* О структуре и функциях гаусториев паразитических грибов. — Микол. фитопатол., 1979, т. 13, вып. 1, с. 69—77. — *Проценко М. А.* Электронномикроскопическое изучение начальных этапов взаимодействия *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary и клетки клубня картофеля. — Микол. фитопатол., 1978, т. 12, вып. 2, с. 129—132. — *Проценко М. А.* Ультраструктура поверхности взаимодействия биотрофного гриба-эндофита и цитоплазмы клетки растения-хозяина в связи с характером их взаимоотношений. — Микол. фитопатол., 1980, т. 14, вып. 1, с. 68—74. — *Проценко М. А.* Ультраструктура клетки растения-хозяина при внедрении грибов рода *Phytophthora*. — Микол. фитопатол., 1982, т. 16, вып. 5, с. 391—399. — *Aist J. R.* Papillae and related wound plugs of plant cells. — An. Rev. Phytopathol., 1976, vol. 14, p. 145—163. — *Allen F. H. E.*, *Friend J.* Resistance of potato tubers to infection by *Phytophthora infestans*; a structural study of haustorial encasement. — Physiol. Plant Pathol., 1983, vol. 25, N 3, p. 285—292. — *Bartnicki-Garcia S.* Fundamental aspects of hyphal morphogenesis. — In: Microbial differentiation / Eds. J. H. Ashvith, J. N. Smith. Cambr. Univ. Press, 1973, p. 245—267. — *Bracker C. E.*, *Littlefield L. J.* Structural concepts of host—pathogen interfaces. — In: Fungal pathogenicity and the plants response / Eds. R. J. W. Byrde, C. V. Cutting. London—N. Y.: Acad. Press., 1973, p. 159—318. — *Coffey M. D.*, *Wilson U. E.* An ultrastructural study of the late blight fungus *Phytophthora infestans* and its interaction with the foliage of two potato cultivars posessing different levels of general (field) resistance. — Can. J. Bot., 1983, vol. 61, N 10, p. 2669—2675. — *Fahn A.* Secretory tissues in plants. London etc.: Acad. Press, 1979. 302 p. — *Friend J.* Lignification in infected tissue. — In: Biochemical aspects of plant—parasite relationships / Eds. J. Friend, D. R. Threlfall. London etc.: Acad. Press, 1976, p. 291—304. — *Grove S. N.*, *Bracker C. E.* Protoplasmic organization of fungal tips among fungi: vesicles and Spitzen—Körper. — J. Bacteriol., 1970, vol. 104, N 2, p. 989—1009. — *Heath M. C.* Light and electron microscope studies of the interaction of host and nonhost plants with cowpea rust *Uromyces phaseoli* var. *vignae*. — Physiol. Plant Pathol., 1974, vol. 4, N 4, p. 403—414. — *Heath M. C.* Reaction of nonsuscepts of fungal pathogens. — An. Rev. Phytopathol., 1980, vol. 18, p. 211—236. — *Hohl H. R.*, *Stössel P.* Host-parasite interfaces in a resistant and a susceptible cultivar of *Solanum tuberosum* inoculated with *Phytophthora infestans*: tuber tissue. — Can. J. Bot., 1976, vol. 54, N 9, p. 900—912. — *Hohl H. R.*, *Suter E.* Host-parasite interface in a resistant and a susceptible cultivar of *Solanum tuberosum* inoculated with *Phytophthora infestans*: leaf tissue. — Can. J. Bot., 1976, vol. 54, N 8, p. 1956—1970. — *Kitazawa K.*, *Inagaki H.*, *Tomiyama K.* Cinetomicrographic observation on the dynamic responses of protoplasm of a potato plant cell to infection by *Phytophthora infestans*. — Phytopathol. Z., 1973, Bd 76, Hf 1, S. 80—86. — *Klein A. S.*, *Montezinos D.*, *Delmer D. P.* Cellulose and 1,3-glucan synthesis during the early stages of wall regeneration in soybean protoplasts. — Planta, 1981, vol. 152, N 2, p. 105—114. — *Kristen U.* Auffällige ER-Konfigurationen in Protein-Polysaccharidschleim-sezernierenden pflanzlichen Drusen. — Planta, 1977, Bd 133, Hf 2, S. 161—167. — *Lalonde M.*, *Knowles R.* Ultrastructure, composition, and biogenesis of the encapsulation material surrounding the endophyte in *Alnus crispa* var. *mollis* root nodules. — Can. J. Bot., 1975, vol. 53, N 18, p. 1951—1971. — *Littlefield L. J.*, *Bracker C. E.* Ultrastructural specialization at the host-pathogen interface in rust-infected flax. — Protoplasma, 1972, vol. 74, N 3, p. 271—305. — *Luft J. H.* Improvement in epoxy resin embedding methods. — J. Biophysic. Biochem. Cytol., 1961, vol. 9, N 2, p. 409—414. — *McKeen W. E.*, *Rimmer S. R.* Initial penetration process in powdery mildew infection of susceptible barley leaves. — Phytopathology, 1973, vol. 63, N 8, p. 1049—1053. — *Nims R. C.*, *Hallivell R. S.*, *Rosberg D. W.* Wound healing in cultured tobacco cells following microinjection. — Protoplasma, 1967, vol. 64, N 3, p. 305—314. — *Novikoff A. B.*, *Goldfischer S.* Visualization of peroxisomes (microbodies) and mitochondria with diaminobenzidine. — J. Histochem. Cytochem., 1969, vol. 17, N 10, p. 675—680. — *Reynolds E. S.* The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy. — J. Cell Biol., 1963, vol. 17, N 1, p. 208—213. — *Schneider E. A.*, *Wightman F.* Metabolism of auxin in higher plants. — An. Rev. Plant Physiol., 1974, vol. 25, p. 487—513. — *Sequeira L.* Hormone metabolism in diseased plants. — An. Rev. Plant Physiol., 1973, vol. 24, p. 353—380. — *Shimony C.*, *Friend J.* The ultrastructure of the interaction between *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary and tuber discs of potato (*Solanum tuberosum* L.) cv. King Edward. — Physiol. Plant. Pathol., 1977, vol. 11, N 3, p. 243—249. — *Stafford H. A.* The metabolism of aromatic compounds. — An. Rev. Plant. Physiol., 1974, vol. 25, p. 459—486. — *Willison J. H. M.* Synthesis of cell walls by higher plant protoplasts. — In: Microbial and plant protoplasts / Ed. J. E. Peberdy. London, etc.: Acad. Press, 1976, p. 283—298.

Институт биохимии им. А. Н. Баха АН СССР,
Москва.

Получено 9 XI 1983.

УДК 581.527.4 : 581.9 (571.62)

А. П. Хохряков

ЭНДЕМИЗМ ФЛОРЫ СЕВЕРНОЙ ОХОТИИ

A. P. KHOKHRJAKOV ENDEMIC FLORA OF NORTHERN OKHOTIYA

Приводится список 30 эндемичных и субэндемичных для северной Охотии видов, указываются их распространение, экология, родственные связи. На основании проведенного анализа делается вывод о принадлежности южной части данной территории к Охотско-Камчатской флористической провинции.

Еще в середине прошлого века науке стали известны такие своеобразные, эндемичные для Охотии виды, как *Aconitum ochotense* Reichenb., *Cardamine pedata* Regel et Til., *Saxifraga sieversiana* Sternb. В 30-е годы XX в. к ним прибавились *Conioselinum victoris* Schischk. и *Poa almasovii* Golub. Но особенно много новых эндемичных видов было выявлено за последние 10—15 лет, причем оказалось, что большинство из них приурочено в своем распространении именно к северному побережью Охотского моря. Ниже приводится список всех эндемичных и субэндемичных видов, основная область распространения которых находится в северной Охотии, т. е. занимает северную прибрежную полосу Охотского моря (шириной примерно 150—200 км) между г. Охотском на западе и полуостровом Тайгонос на северо-востоке.

1. *Cystopteris thermalis* Khokhr. — Узкий эндемик окрестностей Таватумских горячих источников (северное побережье Гижигинской губы). Вид, близкий к широко распространенному *C. fragilis* (L.) Bernh., отличающийся от него главным образом гораздо более крупными размерами.

2. *Poa almasovii* Golub. — Чрезвычайно своеобразный мятлик, хорошо отличимый от всех близких видов подсекции *Poa* мощным ростом и крупными колосками (Цвелев, 1976). Растет у подножий щебнистых приморских склонов, иногда в зарослях кустарников, но недалеко от побережья. Распространен по всему северному берегу Охотского моря, в последнее время приводится также для побережья Чукотки (Юрцев и др., 1979).

3. *P. eduardii* Golub. — В настоящее время признается синонимом *P. platyantha* Kom., хотя, по Н. Н. Цвелеву (1976), имеет некоторые отличия от типичной расы этого вида. Описан из окрестностей Магадана, распространение не установлено.

4. *Elymus boreoochotensis* Khokhr. — Вид, близкий к широко распространенному в Сибири и на Дальнем Востоке *E. confusus* (Roshev.) Tzvel. Отличается от его типичной расы (var. *confusus*) главным образом волосистыми листьями, а от subsp. *pilosifolius* Khokhr. — голыми (не щетинистыми) цветковыми чешуями. Однако в то время как расы *E. confusus* имеют весьма сходную экологию (галечники, косы), *E. boreoochotensis* обитает исключительно по щебнистым и скалистым приморским склонам. К настоящему времени распространение его прослежено от п-ова Лисянского на западе до восточного берега Тауйской губы.

5. *E. magadanensis* Khokhr. — Гибридогенный вид, результат гибридизации предыдущего вида с одним из видов рода *Leymus*. Гибридогенная природа вида подтверждается промежуточностью признаков и широкой их вариабельностью. Несмотря на повсеместность родительских видов, имеет чрезвычайно ограниченное распространение по восточному побережью бухты Оксы к западу от Магадана. По экологии сходен с предыдущим видом.

6. *Polygonum mariae* V. Vass. — Вид из цикла *P. nodosum* Pers., с трудом от него отличимый, главным образом более мелкими размерами. Обитает по галечникам и косам р. Тауй в 100 км к западу от Магадана.

7. *Stellaria sibirica* (Regel et Til.) Schischk. — Описан из района пос. Аян, однако основная часть ареала лежит в северной Охотии, где он прослежен от верховьев Колымы до северного побережья Гижигинской губы. Весьма своеобразный гольцовый вид, хорошо отличимый от всех близких. Первоначально был описан в составе олиготипного рода *Cherleria* Cham. et Schlecht., типовой вид которого распространен в восточной Чукотке и на Аляске.

8. *Minuartia tricostata* Khokhr. — Также гольцовый вид из ближайших окрестностей Магадана (верховья р. Дукчи) с очень узким распространением. Морфологически весьма обособлен, отличается от всех обитающих в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке и Аляске видов рода мощным стержневым корнем, подушковидной формой роста и полным отсутствием придаточных корней. По жизненной форме весьма напоминает виды рода *Cherleria*. В. Н. Ворошилов (1982) идентифицировал его как *M. orthotrichoides* Schischk. с мелким арктическим растением из родства *M. rubella* (Wahl.) Hiern., с которым описываемый нами вид не имеет ничего общего.

9. *Aconitum ochotense* Reichenb. — Весьма своеобразный вид, сходный более всего с рядом приморских и приамурских видов (Ворошилов, 1966, 1982). Растет по долинным лиственничникам только в ближайших окрестностях г. Охотска.

10. *Pulsatilla magadanensis* Khokhr. et Worosch. — Также очень своеобразный гольцовый вид, внешне очень похожий на чукотско-аляскинский *Anemone multiceps* (Greene) Standl. Известны два фрагмента ареала: по гольцам вдоль долины р. Оксы в 25 км к западу от Магадана и в верховьях Колымы у пос. Мой-Уруста.

11. *Corydalis magadanica* Khokhr. — Вид, близко родственный широко распространенному на северо-востоке *C. gorodkovii* Karav., морфологически не совсем четко отграниченный, главным образом окраской цветков, но в отличие от него — типичный эфемероид и, кроме того, не гольцовый, а приуроченный к щебнистым и травянистым приморским склонам. Обнаружен в массе, но на сравнительно небольшой территории в окрестностях Магадана — от р. Оксы на западе до пос. Атарган на востоке (в 40 км по прямой от Магадана), кроме того — на п-ове Старицкого и по приречным скалам рек Хасына и Ланковой.

12. *Cardamine pedata* Regel et Til. — Как и *Stellaria sibirica*, описан из района пос. Аян, но основная часть ареала этого вида также оказалась лежащей в северной Охотии. Вид океанического склада, достигает лишь охотско-колымского водораздела, но проникает далее на северо-восток, до бассейна р. Пенжины (Беркутенко, 1983). Принадлежит к секции *Cardaminella* Prantl, большинство видов которой распространено в северной части Тихого океана. Морфологически хорошо обособлен от других видов секции. Типичные местообитания — галечники и каменистые русла ручьев в гольцах и тундрах.

13. *Draba magadanensis* Berkut. et Khokhr. — Вид, из ряда *Lacteae* Tolm., следовательно, имеет аркто-альпийские связи. По распространению сходен с *Pulsatilla magadanensis*. Один фрагмент ареала расположен также в бассейне р. Окса, но другой, и притом гораздо больший, — на Ольском плато, в 120—140 км от побережья.

14. *D. majae* Berkut. et Khokhr. — Близок к *D. stenopetala* Trautv. и *D. barbata* Pohle, но морфологически хорошо от них отличается. Известен пока из одного местонахождения на оконечности п-ова Тайгонос.

15. *D. villosula* Tolm. — Вид, очень близкий к *D. ussuriensis* Pohle, отличающийся от него главным образом характером опушения (Беркутенко, 1983). Как и последний, *D. villosula* — характерный компонент растительности приморских щебнистых склонов и скал, широко распространен в северной Охотии, проникает на восток до полуострова Пьягина и низовий р. Ямы.

16. *Saxifraga derbekii* Sipl. — Вид, близко родственный сахалинскому *S. rebunshirensis* (Engl. et Irmsch.) Sipl. и приморскому *S. ascoldica* Sipl., отличается от них главным образом меньшими размерами всех частей растений. Как и они, — характерный компонент теплых приморских щебнистых склонов и скал, но в отличие от других видов этого экологического комплекса (*Draba villosula*, *Lychnis ajanensis* (Regel et Til.) Regel, *Polygonum ajanense* (Regel et Til.) Grig. и др.) может подниматься вплоть до гольцов. Распространение прослежено от полуострова Лисянского на западе до низовий р. Ямы на востоке. В районе Тауйской губы распространена особая раса с опушенными листьями — subsp. *xerophila* Khokhr.

17. *S. kruhseana* Fisch. ex Ser. — Как показало знакомство с типом (LE), этот вид очень близок к *S. cherlerioides* D. Don, широко распространенному

по восточному побережью Охотского моря и в северной части Тихого океана, отличается от него лишь почти полным отсутствием железистого опушения. Изредка встречается по приморским гольцам, прослежен от о. Спафарьева на западе до п-ова Тайгонос на востоке.

18. *S. microglobularis* Khokhr. — Вид по экологии сходен с предыдущим, габитуально на него очень похож, но с иной формой листьев (постепенно, а не внезапно заостренных к верхушке). Распространен в бассейне Гижигинской и частично Пенжинской губ, т. е. в пределах тундровой зоны.

19. *Potentilla rupifraga* Khokhr. — Вид из сложного аркто-альпийского северотихоокеанского комплекса родства *P. uniflora* Ledeb.; наиболее сходен с чукотско-алеутско-аляскинским *P. villosa* Pall. ex Pursh, но отличается от него главным образом более мощным развитием всех частей и мелкими цветками, а также и иной экологией. Это типичный компонент растительности теплых приморских щебнистых склонов и скал. Распространен от п-ова Пьягина на востоке до п-ова Лисянского на западе.

20. *Astragalus vallicoides* Khokhr. — Вид из секции *Hemiphragmium* Bunge, близкородственный сахалинскому *A. sachalinensis* Bunge и якутскому *A. vallicola* Gontsch. От первого отличается прямостоячими (не повислыми), вдвое более мелкими бобами, от второго — более широкими листочками и интенсивнее окрашенными цветками. Как и многие другие эндемики охотского побережья, приурочен к крутым приморским склонам, но не открытым, а закустаренным или покрытым каменноберезняками. Распространен в окрестностях Магадана от северного побережья залива Одян на востоке до о. Недоразумения на западе.

21. *A. ochotensis* Khokhr. — Вид, наиболее близкий, по всей видимости, приморскому высокогорному *A. tumninensis* N. S. Pavlova et Bassargin, который в свою очередь занимает промежуточное положение между широко распространенным ксероморфным *A. tugarinovii* Basil. и сахалинским эндемиком *A. sachalinensis* (Павлова, Басаргин, 1973; Ворошилов, 1982) и, таким образом, родствен *A. vallicoides*. Хорошо отличается от упомянутых видов астрагалов крупными закругленными не сросшимися прилистниками и такими же мелкими, как и у *A. vallicoides* (но повислыми), бобами. Вид приморских гольцов, известен пока на сравнительно небольшом пространстве от побережья залива Ушки на западе до о. Спафарьева на востоке.

22. *A. boreomarinus* Khokhr. — Долгое время принимался за *A. marinus* Boriss., который свойствен Приморью и Сахалину. Однако по величине цветков более всего сходен с *A. pseudoadsurgens* Jurtz. из арктической Чукотки и северо-восточной Якутии, следовательно, принадлежит к весьма полиморфному комплексу родства *A. adsurgens* Pall. По экологии сходен с *A. marinus* — растет также на сухих приморских травянистых и щебнистых склонах и приморских галечниках по северо-восточному побережью Тауйской губы (к востоку от Магадана).

23. *Oxytropis evenorum* Jurtz. et Khokhr. — Наиболее близок к широко распространенному на северо-востоке аркто-гольцовому *O. maydelliana* Trautv. Весьма обычен по скалам, щебнистым склонам, галечникам в районе побережья залива Шелихова и далее на запад до восточного побережья Тауйской губы, а местами — до охотско-колымского водораздела. На западе ареала гибридизирует с *O. ochotensis* Bunge и *O. bracteolata* Vass.

24. *Cnidium victoris* (Schischk.) Khokhr. comb. nov. (*Conioselinum victoris* Schischk. 1951, Флора СССР, 17 : 351). Как показали последние исследования (Лаврова и др., 1983), наиболее сходен с северо-охотским же эндемиком *C. olaense* (см. № 25). Растет по альпийским лужайкам, берегам ручьев. Очень обычен в окрестностях Магадана (откуда описан). Распространение прослежено от п-ова Лисянского на западе до п-ова Тайгонос на востоке, в глубь континента проникает до охотско-колымского водораздела и на востоке переваливает через него (верховья рек Сугоя и Омолона).

25. *C. olaense* Gorovoi et N. S. Pavlova. — Вместе с предыдущим видом составляет хорошо обособленную серию, достаточно отличающуюся от ближайших таксонов надвидового ранга в родах как *Cnidium*, так и *Conioselinum* (Лаврова и др., 1983). Вместе с тем оба вида хорошо отличаются и друг от друга.

Данный вид приурочен к щебнистым и скалистым плато и склонам, иногда — к щебнисто-травянистым. Описан с верховьев р. Олы (120 км от побережья Охотского моря), в последнее время обнаружен в районе самого побережья на о. Завьялова (бывший о. Ольский) и близ пос. Атарган (восточнее р. Олы).

26. *Primula mazurenkoae* Khokhr. — Вид из весьма полиморфного цикла форм *P. farinosa* L., ближе всего к *P. ajanensis* E. Busch, однако мучнистый налет не желтый, а белый, в чем найденный нами вид сходен с чукотско-аляскинским *P. borealis* Duby, от которого отличается сильно вытянутыми листьями. Другой близкий вид — *P. kawasimae* Hara — обитает на Сахалине. Обычен по сухим приморским щебнистым и луговым склонам в районе Магадана от бухты р. Оксы на западе до пос. Атарган на востоке. Совершенно изолированное местонахождение на северном побережье Внутренней губы п-ова Тайгонос.

27. *Thymus ochotensis* Klok. — Вид из цикла *T. serpillum* L., распространенный вдоль охотского побережья от пос. Аян до п-ова Пьягина, на континенте достигает верховьев р. Колымы. Ю. Л. Меницкий (1980) приводит его также для низовий Колымы и центральной Якутии, что мне кажется сомнительным.

28. *Pedicularis ochotensis* Khokhr. — Весьма своеобразный вид, почему-то отождествляемый Ворошиловым (1982) с арктическим *P. langsdorfii* Fisch. ex Stev., на который он не похож ни по общему облику, ни в деталях. В противоположность этому последнему (обитателю влажных мохово-лишайниковых тундр) растет на голой щебенке в гольцах, часто в сообществе со *Stellaria sibirica*, *Dryas ajanensis* Juz., *Salix erythrocarpa* Kom. Более всего сходен, видимо, с японо-сахалинско-курильскими видами — *P. apodochila* Maxim. и *P. koidzumiana* Tatew. et Ohwi, также обитателями щебнисто-скалистых высокогорий. Распространен вдоль охотского побережья от Магадана до Охотска (вероятно, и южнее).

29. *Leontopodium stellatum* Khokhr. — В. И. Грубов определял его по гербарным образцам как *L. palibinianum* Beauverd, Ворошилов (1982) отождествляет его с *L. kamtschaticum* Kom., но от первого вида он хорошо отличается отсутствием крупной центральной корзинки, от второго — мощным ростом, более крупной «звездой». Известен только из ближайших окрестностей Магадана (п-ов Старицкого, о. Недоразумения, побережье между бухтами Нагаевской и Оксы). Растет по теплым приморским щебнистым склонам.

30. *Taraxacum ochotense* Worosch. — Один из видов полиморфного цикла *T. ceratophorum* (Ledeb.) DC. Обитатель морского побережья — галечников и сырых скал. Распространен от пос. Аян до Магадана.

Как видно, все перечисленные 30 видов весьма разнородны по экологии, распространению, степени обособленности от родственных видов, флорогенетическим связям.

По экологической приуроченности среди них можно выделить две основные группы: гольцовую, иногда далеко проникающую и в глубину континента, и виды теплых приморских щебнистых склонов и скал. К первой принадлежат № 7, 8, 10, 12—14, 17, 18, 21, 23—25, 28; ко второй — № 2, 4, 5, 11, 15, 16, 19, 20, 22, 26, 27, 29. Число видов как в первой, так и во второй группах примерно одинаково (13 и 12), но вторая имеет гораздо большую степень эндемичности. Из широко распространенных видов (субэндемиков) в ней имеются лишь два — № 2 и 27, а если к этой группе причислить также виды № 1, 3, 6 и 9 как невысокогорные, то степень эндемизма этой группы еще более повысится (2 субэндемика против 14). В первой же группе эндемики в меньшинстве: № 8, 14, 17, 18 и 21 (всего, следовательно, в числе 5), однако степень их обособленности, своеобразия здесь больше. Виды, не принадлежащие к каким-либо сложным циклам и хорошо «узнаваемые» в этой группе — № 7, 8, 10, 12, 14, 18, 21, 24, 25, 28, т. е. почти все (10 из 13), в то время как во второй — это лишь № 2, 9, 16, т. е. соотношение прямо противоположное. Данные эти можно, видимо, трактовать так, что условия побережий, особенно южных приморских склонов, весьма специфичны и сложились сравнительно недавно, обитающие на них расы еще не смогли сформироваться в хорошо очерченные таксоны. Напротив, своеобразие условий приморских гольцов сложилось гораздо раньше, что привело к более раннему и глубокому обособлению на них ряда видов, а также и к более широкому их распространению.

Географически приведенные выше эндемики и субэндемики разделяются на три группы: I — с широким распространением по всей изученной территории и за ее пределами (№ 2, 7, 12, 17, 24, 26); II — северную, с распространением по берегам и в бассейне залива Шелихова (№ 1, 14, 18, 23); III — южную, с распространением главным образом по берегам и в бассейне Тауйской губы. Хотя это и незначительная часть (меньше четверти протяженности побережья Охотского моря от п-ова Пьягина до Охотска), но здесь из видов южной группы нет только № 9. Самая же большая концентрация эндемиков наблюдается на пространстве от бухты Оксы на западе до пос. Атарган на востоке, где, кроме № 9, отсутствуют только № 6 и 21. И далее на этом небольшом пространстве также можно выделить свои «западные» (№ 5, 8, 10, 13, 28—30), «восточные» (№ 3, 22, 23, 25) и широко распространенные виды. Очевидно, очерченная территория является неким рефугиумом, а может быть, и местом возникновения и расселения североохотских эндемиков, что подтверждает и наличие здесь явно реликтовых видов, далеко оторванных от области их основного распространения, таких как *Carex ktausipalii* Meinsh., *Salix erythrocarpa* Kom., *Saxifraga insularis* (Hult.) Sipl., *Poa shumushuensis* Ohwi, *Beckwithia chamissonis* (Schlecht.) Tolm., *Cardamine victoris* N. Busch и др. Первых три вида распространены в основном в более южных районах (о-ва Сахалин, Курилы, Камчатка), последних два — в северных районах (Корякия, Чукотка, Аляска).

Примерно такое же соотношение между южными и северными генетическими элементами в группе эндемиков. Южные камчатско-курильско-сахалинско-приморские-южноохотские флорогенетические связи имеют № 3, 9, 11, 15—17, 20, 21, 24—30; северные — 2, 7, 12, 14, 19, 22, 23. Два из них — 14 и 23 — принадлежат и к северной географической группе. Остальные виды не обнаруживают ясного родства типа «юг—север», являясь производными либо широко распространенных видов (№ 1, 4—6), либо сильно изолированными в систематическом отношении (8, 10, 18). Впрочем если рассматривать родство в более глубоком аспекте, учитывая не только ближайшие родственные виды, но и секции, подроды и роды в целом, то перевес южной генетической группы обнаружится явственнее, ибо центры развития таких родов, как *Minuartia*, *Cnidium*, *Pulsatilla*, *Oxytropis*, *Elymus* s. str. и др., находятся в средних широтах Старого Света. Так, хотя *Astragalus boreomarinus*, видимо, наиболее сходен с субполярным *A. pseudoadsurgens*, но центр развития секции *Onobrychium* Bunge лежит, согласно «Флоре СССР» (1948), в южной Сибири. Секция *Niveae* Rydb. рода *Potentilla* типично бореальная, но включает как арктические, так и альпийские типы.

Из изложенного можно сделать следующие выводы:

1) по сравнению со сходными по площади другими территориями северо-востока Азии флора северо-охотского побережья обладает весьма значительным эндемизмом; 2) ей свойственны как черты единства, заключающиеся в наличии общих для всей этой территории субэндемичных видов, так и различия; 3) можно выделить два основных подрайона на этой территории: более бедный эндемиками северо-восточный (побережья и бассейн залива Шелихова, Гижигинской и Пенжинской губ) и более богатый юго-западный (между Охотском и п-овом Пьягина); 4) в целом преобладают флорогенетические связи с более южными областями (с Камчаткой, Курилами, Сахалином, южным Приохотьем, Приморьем), однако в северо-восточном субрегионе весьма сильны и связи с северными территориями (Корякией, Чукоткой, Алеутами, Аляской); 5) приведенный материал дает основания согласиться в принципе с тем флористическим делением данной территории, которое проведено во «Флоре СССР» (1934), где, как известно, выделен Охотский флористический район, граничащий с Анадырским районом примерно в основании Гижигинской губы; 6) южный подрайон можно относить к Охотско-Камчатской флористической провинции (Тахтаджян, 1978), отделив, следовательно, от северо-восточно-сибирской; 7) данная провинция (Охотская или Охотско-Камчатская) в северной Охотии должна располагаться в виде узкой прибрежной полосы шириной 10—25 км, поскольку за ее пределами большинство эндемичных охотских видов отсутствует.

ЛИТЕРАТУРА

Беркутенко А. Н. Крестоцветные Колымского нагорья. Владивосток: Изд. ДВНЦ АН СССР, 1983. 164 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н.* Описание и анализ строения плодов трибы *Ligusticeae.* — Бюл. МОИП, отд. биол., 1983, т. 88, вып. 2, с. 107—122. — *Меницкий Ю. Л.* Род *Thymus* L. — В кн.: Арктическая флора СССР, вып. 8. Л.: Наука, 1980, с. 255—262. — *Павлова Н. С., Басаргин Д. Д.* Новый вид астрагала с Дальнего Востока. — Бюл. ГБС АН СССР, 1973, вып. 90, с. 29—33. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Флора* СССР, т. 1, 1934; М.; Л.; Изд-во АН СССР; т. 14, 1948. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.; Наука, 1976. 788 с. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщение I. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1979, т. 88, вып. 5, с. 111—122.

Институт биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 17 XI 1983.

УДК 582.752.2 (597)

Бот. журн., т. 70, № 6

Чан Динь Дай, Г. П. Яковлев

КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *CANARIUM (BURSERACEAE)* ВО ФЛОРЕ ВЬЕТНАМА

CHAN DIN DAI, G P. YAKOVLEV A CONSPECTUS OF THE SPECIES OF THE GENUS *CANARIUM* (*BURSERACEAE*) IN THE FLORA OF VIETNAM

Эта публикация подготовлена в порядке выполнения работ, связанных с созданием новой «Флоры Вьетнама».

В основу конспекта положена монография P. Leenhouts (1959), посвященная малайзийским представителям рода *Canarium*, и материалы ряда «Флор» сопредельных с Вьетнамом стран. Согласно материалам, которыми мы располагали, во Вьетнаме встречаются 7 видов рода *Canarium*, причем 4 из них — эндемики этой страны.

Canarium Stickm. 1754, Herb. Amb.: 9. — *Pimela* Lour. 1790, Fl. Cochinch. : 407.

Typus: *C. indicum* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Соцветия верхушечные; листочки листьев зубчатые по краю; плод эллиптический или яйцевидный, 4.5—7 см дл. и 1.5—3 см. шир. . . . . 1. *C. littorale* f. *purpurascens*

+ Соцветия пазушные или ложноверхушечные 2

2. Листья без прилистников 3

+ Прилистники имеются 5

3. Парциальные соцветия первого порядка метелковидные, т. е. более или менее разветвленные 4

+ Парциальные соцветия первого порядка кистевидные, неветвящиеся; листочки листьев в числе 5—7 . . . . 2. *C. lyi*

4. Соцветия 15—40 см дл., цветоножки в 2—3 раза длиннее цветка; плод узкояйцевидный, на поперечном сечении более или менее округленный; листочки листьев голые . . . . 3. *C. tramdenum*

+ Соцветия не более 15 см дл., цветоножки короче цветка; плод ладьевидный, на поперечном сечении более или менее треугольный; листочки листьев опушенные снизу . . . . 4. *C. parvum*

5 (2). Листочки листьев в числе (6) 8—10 пар . . . . . . 5. *C. bengalense*

+ Листочки листьев в числе 4—6 пар 6

6. Цветки сидячие или с короткими цветоножками; прилистники остающиеся; молодые листочки листьев явственно опушенные с обеих сторон . . . . 6. *C. subulatum*
+ Цветки с более или менее длинными, хорошо развитыми цветоножками; прилистники рано опадающие; листочки листьев голые или серебристо-опушенные снизу . . . . 7. *C. album*

CLAVIS DIAGNOSTICA SPECIERUM

1. Inflorescentiae terminales; foliola foliorum margine dentata. Fructus ellipticus vel ovoideus, 4.5—7 cm longus et 1.5—3 cm latus . . . . 1. *C. littorale* f. *purpurascens*
+ Inflorescentiae axillares vel pseudoterminales 2
2. Folia estipulata 3
+ Folia stipulata 5
3. Inflorescentiae partiales primi ordinis paniculatae, i. e. plus minusve ramosae 4
+ Inflorescentiae partiales primi ordinis racemosae, haud ramosae; foliola foliorum in numero 5—7 . . . . 2. *C. lyi*
4. Inflorescentiae 15—40 cm longae, pedicellis floribus duplo-triplo longioribus. Fructus anguste ovoideus, sectione, transversa plus minusve orbicularis; foliola foliorum glabra . . . . 3. *C. tramdenum*
+ Inflorescentiae ad 15 cm longae, pedicellis floribus brevioribus. Fructus naviculiformis, sectione transversa plus minusve triangularis; foliola foliorum subtus pilosa . . . . 4. *C. parvum*
5 (2). Foliola foliorum (6) 8—10-juga . . . . 5. *C. bengalense*
+ Foliola foliorum 4—6-juga 6
6. Flores sessiles vel breviter pedicellati; stipulae persistentes; foliola juvenilia foliorum utrinque conspicue pilosa . . . . 6. *C. subulatum*
+ Flores conspicue pedicellati; stipulae caducae; foliola foliorum glabra vel subtus argenteo-pubescentia . . . . 7. *C. album*

1. *C. littorale* Blume, 1826, Bijdr. Fl. Nederl. Ind. 17 : 1164.

f. *purpurascens* Benn. 1875, in Hook. fil., Fl. Brit. Ind. 1 : 532. — Tram; Dan rai (Вьетн.).

Typus: Malacca, Griffith, N 1142 (K, isotypi — CAL, FL, G, L, P, W, LE!).

Vietnam: prov. Gialai Kontum, distr. Mangjang For., Chu Ta Moe, 21 V 1978, fl., Vu Xuan Phuong, N 537 (HN, HM); ibid., 30 XI 1978, fr., Tran Dinh Dai, N 285 (HN, HM); distr. An Khe For., Kon Ha Nung, 16 V 1981, fl. et fr., LX—VN [1] 639 (HN, LE).

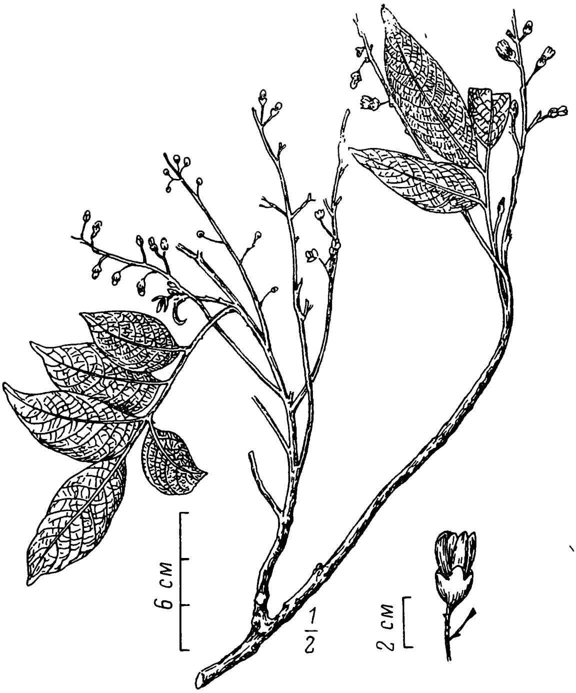
Красная древесина используется для изготовления мебели.

2. C. lyi[2] Dai et Yakovl. sp. nov. — Arbor. Folia imparipinnata, 5—7-foliolata, petiolo 2.5—4 cm longo, tereti, rachi 3—5 cm longa, estipulata. Foliola opposita, ovata ad elliptico-subfalcata, 6—9 cm longa et 2.5—3 cm lata (juniora 3—5 cm longa et 2—3 cm lata), rufo-brunnea, coriaceae, apice acuminata, basi asymmetrice cuneata, utrinque glabella, nervis ab utroque latere 7—10, marginem versus arcuatis, utrinque conspicuis, subtus conspicue reticulatis margine integra. Inflorescentia (♀) axillaris vel pseudoterminalis, ca 9—15 cm longa, glabrescens; inflorescentiae partiales racemosae. Flores (♀) oblongo-ovoidei, 5 mm longi, subglabri, pedicellis 2—3 mm longis subglabris; calyx extus subglaber, 2—3 mm longus, apice trifidus; petala 3 oblonga, 4—5 mm longa, carnosa, extus parte media subaureo-pubescentia. Stamina 6, filamentis basi connatis 2 mm longis, antheris 1—2 mm longis. Discus anularis intus et ad marginem longe pilosus. Fructus (♂) ignoti (см. рисунок).

---

[1] Условный индекс, принятый для обозначения образцов, собранных совместными советско-вьетнамскими экспедициями.

[2] Вид назван в честь коллектора, вьетнамского ботаника Tran Dinh Ly. — Species in honorem collectoris, botanici vietnamensis Tran Dinh Ly nominatur.



Canarium lyi (отдельная ветвь и женский цветок).

Typus: Vietnam, prov. Daklac, distr. Dakmil, 10 XII 1979, fl., Tran Dinh Ly, N 728 (HN, isotypus — HM).

Affinitas. A *C. tramdeno* foliolis 5—7 (nec 4—6), inflorescentiis 9—15 (nec 15—40) cm longis, partialibus (♀) racemosis (nec paniculatis) differt.

3. C. tramdenum Dai et Yakovl. nom. nov. — *Pimela nigra* Lour. 1790, Fl. Cochinch. : 407. — *Canarium pimela* Koenig, 1805, Ann. Bot. 1 : 361, tab. 7, f. 1, nom. illeg. — *C. nigrum* (Lour.) Engl. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 4 : 240; Guillaum, 1911, in Lecomte, Fl. Gen. Indoch. 1 : 710; idem, 1946, in Humbert, Suppl. Fl. Gen. Indoch. 1 : 677, non *C. nigrum* Roxb. 1832. — *C. pimela* Leenh. 1959, Blumea, 9, 2 : 406, nom. illeg. — Tram den. (Вьетн.).

Typus: Cochinhine, 1744, fl., Loureiro, s. n. (P, fide Leenhouts).

Vietnam: prov. Ha tuyen, distr. Chiem Hoa, vill. Tri Phuong, 30 III 1975, fl., Le Kim Bien, N 14069 (HN); prov. Vinh Phu, distr. Doan Hung, For. Cau Hai, 30 VII 1963, fr., Nguyen Dinh Hung, s. n. (HN); prov. Bac Thai, 1974, fr., Mai van Hach, N 358 (HN). Viet Nam: Hoang Lien Son, Yen Bai, Hac Gia, 1932, fr., Pham. Ngoc Dung 4A et 36 T. 2632 (HN); Ha Tuyen, Chiem Hoa, Tri Phuong, 30 III 1975, fl., Le Kim Bien 14069 (HN); Tuyen Quang, Phan Lueng, V 1922, fl., Thiriot, s. n. (HN); Bac Thai, 1974, fr., Mai Vän Hach 358 (HN); Vinh Phu, Doan Hung, Cau Hai, 20 VII 1963, fr., Nguyen Dinh Hung, s. n. (HN); Viet Tri, IV 1918, fl., Clareton 37462 (HM); Quang Ninh, Mong Cai Tien Yen, X—XII 1918, fr., Casabianca 39625 (HN); Ha Noi, Da Choong, 12 V 1940, Petelot 2653 (HN).

Плоды съедобны. Смола используется для изготовления курительных палочек; древесина низкого качества. Часто культивируемое растение.

4. *C. parvum* Leenh. 1959, Blumea, 9, 2 : 400. — *C. tonkinense* auct. non Engl. : Guillaum; 1911, in Lecomte, Fl. Gen. Indoch. 1 : 771; idem, 1946, in Humbert, Suppl. Fl. Gen. Indoch. 1 : 678, p. p. quoad pl. — Cay Tram Chim (Вьетн.).

Typus: Vietnam, Tonkin, Tu Phap, VI 1877, fl., fr., Balansa, N 3835 (L, isotypi — K, P).

Vietnam: prov. Lang Son, distr. Huu Lung, For. Dong Tam, 26 V 1976,

fl., Hoang Van Ve, N 15 511 (HN); prov. Vinh Phu, For. Tam Dao, 28 V 1977, fl., Vu Xuan Phuong, N 126 (HN); prov. Ha Nam Ninh, For. Cuc Phuong 13 VI 1970, fl., Tran Dinh Dai 14 (HN); prov. Thanh Hoa, distr. Yen Cat, 1 II 1975, fr., VN—LX 8727 (HN, LE); Lang Son, Huu Lung, Dong Tam, 26 VI 1976, fl., Hoang Vän Ve 15 511 (HN); Vinh Phu, Tam Dao, 28 V 1977, fl., Vu Xuan Phuong 126 (HN); Tren duong Vinh Yen den Tam Dao, 25 IV 1940, fl., Petelot 2592 (HN); Ha Noi, giva Tong va Da Choong, 17 VI 1936, fr., Petelot 5838 (HM); Ha Nam Ninh, rung Cuc Phuong, Ao Luon, 13 VI 1970, fr., Tran Dinh Dai 14 (HN); Thanh Noe, Yen Cat, 1 II 1975, fr., VN—LX 8727 (HN, LE).

Плоды съедобные; древесина низкого качества. Смола используется для изготовления курительных палочек.

5. *C. bengalense* Roxb. 1832, Fl. Ind., ed. 2, 3 : 136; Benn. 1875, in Hook. fil., Fl. Brit. Ind. 1 : 534; Kurz, 1877, For. Fl. Brit. Burma, 1 : 209; Leenh. 1959, Blumea, 9, 2 : 412. — Tram ba canh; Tram Hong (Вьетн.).

Typus: India, Roxburgh (BM).

Vietnam: prov. Vinh Phu, For. Tien Son, 27 VIII 1963, Nguyen Dinh Hung, s. n. (HN); prov. Ha Son Binh, For. Cuc Phuong (Xorn Co), 6 V 1970, fl., Tran Dinh Dai, 2 (HN).

Древесина красного цвета, используется для изготовления мебели.

6. *C. subulatum* Guillaum; 1908, Bull. Soc. Bot. Fr. 9 : 613; idem, 1911, in Lecomte, Fl. Gen. Indoch. 1 : 714; idem, 1946, in Humbert, Suppl. Fl. Gen. Indoch. 1 : 680; Leenh. 1959, Blumea, 9, 2 : 410. — *C. vittatistipulatum* Guillaum, 1908, l. c. : 612; idem, 1911, l. c. : 713; idem, 1946, l. c. : 680. — *C. cinereum* Guillaum, 1908, l. c. : 612; idem, 1911, l. c. : 717. — *C. rotundifolium* Guillaum, 1908, l. c. : 614; idem, 1911, l. c. : 712, 713; idem, 1946, l. c. : 680. — *C. kerrii* Craib, 1911, Kew Bull. : 26; Guillaum, 1911, l. c. : 716. — *C. venosum* Craib, 1926, Kew Bull. : 341, non Guillaum, 1946. — Cay Ca na (Вьетн.).

Lectotypus: South Cochin-china, Lep Mts., March 1866, fl., Pierre, N 690C (P, isotypi — A, BM, L, NY, SING, LE!).

Vietnam: prov. Gialai Kontum, distr. Mang jang, for. Ayun, 22 IV 1978, fl., Tran Dinh Dai 180 (HN, HM); for. Chu Ta Moc, 21 IV 1978, Vu Xuan Phuong 572 (HN, HM); Pleyku, Bien Ho, 10 III 1978, Le Kim Bien 442 (HN, HM). Gialai Kontum: Mang Giang, Dac Doe, Chu To Moc, fl., IV 1978, Tran Dinh Dai 180 (HN et HM); ibid., 21 IV 1978, fl., Vu Xuan Phuong 572 (HN, HM); ibid., 21 IV 1978, fl., Phan Ke Loc, va Le Xuan Tham 2731 (HNU); Kon Plong, 13 IV 1978, Vu Xuan Phuong 504 (HN, HM); ibid., Tran Dinh Dai 134 (HN, HM); Ayupa (Po To), 30 IV 1978, fr., Phan Ke Loc 2886 (HNU); Chochinchina ad Baria austro, V 1867, fl., Pierre 690 (HN). Dong Nai Bien Noe Giaray, 12 VII 1919, fl., Poilane 181 (HM); Cochinchinae austro cochinchinae, II 1868, Pierre 4239 (isotypus *C. vitatistipulatum* Guillaum; HM).

7. *C. album* (Lour.) Rüsch. 1797, Nom. Bot., ed. 3 : 287; Leenh. 1959, Blumae, 9, 2 : 402. — *Pimela alba* Lour. 1790, Fl. Cochinch. : 408. — *Hearnia balansae* C. DC. 1894, Bull. Herb. Boiss. 2 : 580. — *Canarium tonkinense* Engl. 1896, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 4 : 240; Guillaum; 1911, in Lecomte, Fl. Gen. Indoch. 1 : 711, p. p. — Tram trang (Вьетн.).

Neotypus: Vietnam: Tonkin, Phu tho, Chan mong, 21/22 IV 1914, fl., Fleury in Herb. Chevalier, N 30 122 (L, isotypus — P).

Vietnam: prov. Ha tuyen, distr. Vi Xuyen, vill. Phuong Thien, 15 IV 1977, fl., Lam Su Doan, N 261 (HN); prov. Lang Son, distr. Huu Lung, for. Ho Nuoi, 12 VIII 1963, fr., Nguyen Dinh Hung, N 142 (HN); Ha Noi, distr. Bavi, vill. Da Choong, V 1936, fl., Petelot, 5751 (HNU). Hoang Lien Son, Yen Bai, Hac Gia, IV 1932, fl., Pham Ngoo Dung 4B, 38T (HN); Ha Tuyen, Vi Xuyen Phuong Thien, 15 IV 1977, Lam Su Doan 261 (HN); Tuyen Quang Phan Luong, V 1922, fr., Thiriot, s. n. (HM); Vinh Phu, Phu Tho Phu Doen, Bang Tuong, 4 IV 1934, fl., Dumsi (HM); ibid., 8 VII 1934, fr., Dumsi, s. n. (HM). Quang Ninh, Mong cai, Tien Yen, VIII—IX 1918, Casabiance 39 622 (HM); ibid., 8 V 1918, fl., A. Chevalier 37 879 (HM). Ha Nam Ninh, Ninh Binh, Cuc Phuong, 6 V 1970, Tran Dinh Dai 001 (HN), Nghe Tinh, Nghe An Khe, Nhe Donnat 38 161 (HM); Binh Tri Thien, nui Bach Ma, 26 IV 1939, fl., Poilane 29 914 (HM).

Плоды съедобные, древесина низкого качества, смола используется для изготовления курительных палочек. Часто культивируемые растения.

ЛИТЕРАТУРА

Leenhouts P. W. Revision of the *Burseraceae* of the Malaysian Area in a wider sense. Xa. *Canarium* Stickm. — Blumea, 1959, vol. 9, N 2, p. 275—427.

Ленинградский химико-фармацевтический институт

Получено 26 II 1984.

УДК 577.472 : 581.9+591.9 (470.1)

Бот. журн., т. 70, № 6

Н. В. Вехов, А. Н. Кулиев

ВЫСШИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ ЗАПАДНЫХ ПРЕДГОРИЙ СЕВЕРНОГО ТИМАНА

N. V. VEKHOV, A. N. KULIYEV. HIGHER AQUATIC PLANTS FROM THE WESTERN FOOTHILLS OF NORTHERN TIMAN

Рассматривается флора высших водных растений междуречья Пеши и Волонги на восточном берегу Чешской губы. В долинных водоемах, руслах рек, на приморских маршах и озерах среди плоскобугристых болот выявлены 47 видов высших водных растений. Число видов в водных системах отдельных типов изменяется от 9 (озера среди плоскобугристых болот) до 21 (долинные водоемы рек Пеши и Волонги). По составу флора макрофитов обследованного района является таежной, обедненной.

Высшие водные растения субарктических тундр до настоящего времени остаются одними из малоизученных компонентов естественных водных экосистем Севера, хотя их роль в круговороте веществ велика. К одному из наименее исследованных в этом плане районов европейского Севера относятся тундры на восточном побережье Чешской губы Баренцева моря, прилегающие с запада к Северному Тиману. Отрывочные сведения о водных растениях данного района имеются в работах И. А. Перфильева (1934—1936), Г. Г. Постоваловой (1969), в «Арктической флоре СССР» (1960—1971) и «Флоре Северо-Востока европейской части СССР» (1974—1977).

Цель настоящего сообщения — рассмотрение видового состава и распространения высших водных и околоводных растений в типичных для района водоемах приморских участков тундр, расположенных в западных предгорьях Северного Тимана, на восточном побережье Чешской губы Баренцева моря.

В течение полевого сезона (июль—август) 1983 г. авторы в составе Тиманской экспедиции ВНИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР изучали водную флору тундр в нижнем течении рек Пеши и Волонги; выявлено несколько новых для данного региона видов водных растений; уточнены ареалы некоторых видов у северной границы их распространения (см. таблицу).

Восточное побережье Чешской губы отличается от других более восточных районов тундровой зоны меньшим типологическим разнообразием водоемов и водотоков. Здесь нет ледниковых и тектонических озер. Для обследованного региона характерны мелководные водоемы трех типов: пресные термокарстовые на водораздельных участках тундры и долинные (пойменные) водоемы надпойменных террас; опресненные, солоноватые на заливаемых приморских маршах — лайдах.

Условия обитания во всех водоемах примерно одинаковы — безледный период до 4 месяцев, температура воды 4—24°, в период ледостава они промерзают до дна, в безледный период в них наблюдаются резкие колебания уровня воды (глубина водоемов 0.2—1.2 м).

На водоразделах, занятых плоскобугристыми болотами, встречаются озера небольших размеров (до 200—300 м дл. и до 100 м шир. или округлой формы до 150 м в диам.) с темно-коричневой водой, обогащенной органикой, обычно

Высшие водные растения западных предгорий северного Тимана

Вид	Географическая характеристика вида	Местообитание	Встречаемость
Equisetum fluviatile L.	Плюризональный	В зарастающих водоемах, по берегам рек	Часто
E. palustre L.	»	По берегам рек, ручьев, зарастающих водоемов	Редко
Sparganium angustifolium Michx.	Евразиатский бореальный	У дер. Нижняя Пеша, в протоке, в зарослях *Arctophila fulva*, *Carex aquatilis* subsp. *stans*	Очень редко
S. hyperboreum Laest.	Циркумполярный гипоарктический	В небольших водоемах долины р. Пеши	Редко
S. minimum Hill.	Циркумбореальный	У дер. Нижняя Пеша в зарастающих водоемах надпойменных террас	Очень редко
S. emersum Rehm.	Плюризональный	У дер. Нижняя Пеша в зарастающих водоемах долины реки, в старицах и водоемах на террасах, в реке, где образует небольшие куртины	Редко
Potamogeton alpinus Balb.	»	На всей территории района в зарастающих водоемах, в долине р. Пеши на мелководьях со слабым течением	Часто
P. berchtoldii Fieb.		В зарастающих водоемах речных долин	»
P. filiformis Pers.	»	В устье р. Волонги на правом берегу в солоноватом озерке на лайде, образует редкие заросли	Единственная находка
P. friesii Rupr.	»	В устье р. Пеши у дер. Белушье на лайде в солоноватом озерке; у дер. Нижняя Пеша в русле реки на мелководье	Очень редко
P. gramineus L.	»	У дер. Нижняя Пеша в зарастающих водоемах на речных террасах	То же
P. pectinatus L.	»	У дер. Белушье и дер. Волонги в солоноватых озерках на лайде	Редко
P. perfoliatus L.	»	В устье р. Пеши у дер. Белушье в солоноватых озерках на лайде	»
P. praelongus Wulf.	»	У дер. Нижняя Пеша в реке; на мелководьях образует чистые заросли	»
Triglochin maritimum L.	»	В устьях рек на лайдах, у кромки солоноватых озер	Часто
Alopecurus aequalis Sobol.	Европейский бореальный	В зарастающих водоемах речных террас у дер. Нижняя Пеша	Редко
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	Циркумполярный арктический	По поймам рек, на илисто-глинистых отмелях вместе с *Carex aquatilis* subsp. *stans* и на увлажненных участках тундры	»
Eriophorum polystachyon L.	Бореальный циркумполярный	В термокарстовых озерах, заболоченных озерах в поймах рек	Часто
E. russeolum Fries.	Гипоарктический евразиатский	В термокарстовых водоемах	»
Carex acuta L.	Бореальный евразиатский	По берегам водоемов, рек	Редко
C. cinerea Poll.	Бореальный циркумполярный	По берегам тундровых водоемов	»
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	Арктический циркумполярный	В тундровых водоемах	»
C. rostrata Stokes	Бореальный циркумполярный	По берегам зарастающих водоемов	»
C. rotundata Wahlenb.	Циркумполярный арктический	По берегам тундровых водоемов	»
C. aquatilis Wahlenb. subsp. *stans* (Derj.) Hult.	Арктический циркумполярный	По берегам тундровых водоемов, в долинах рек	»

Вид	Географическая характеристика вида	Местообитание	Встречаемость
Lemna minor L.	Плюризональный	В лужах среди торфяников на водоразделах; в старицах, на лугах в пойме р. Волонги	Очень редко
L. trisulca L.	»	В старицах, термокарстовых водоемах	Часто
Juncus gerardii Loisel. subsp. *atrofuscus* (Rupr.) Printz	Европейский вид морских побережий	По окраинам солоноватых водоемов на лайдах, в устьях рек	»
J. nodulosus Wahlenb.	Бореальный голарктический	У дер. Нижняя Пеша на террасе в зарастающем водоеме	Единственная находка
J. filiformis L.	Циркумбореальный	По берегам озер, на лайдах в устьях рек	Редко
Nuphar pumila (Timm.) DC.	Бореальный евразиатский	У дер. Нижняя Пеша в озере на террасе	Единственная находка
Caltha palustris L.	Бореальный голарктический	По берегам рек и озер	Часто
Ranunculus hyperboreus Rottb.	Циркумполярный арктический	По берегам зарастающих озер, в поймах рек	Редко
R. repens L.	Бореальный евразиатский	В поймах рек	Часто
R. reptans L.	Бореальный голарктический	По берегам различных водоемов, рек	Редко
R. pallasii Schlecht.	Арктический циркумполярный	По моховым сплавинам из сфагновых мхов в термокарстовых озерах	»
Comarum palustre L.	Циркумбореальный	В зарастающих водоемах по всей территории	Часто
Callitriche hermaphroditica L.	Плюризональный	В водоемах надпойменных террас	Редко
Myriophyllum spicatum L.	»	На заиленных грунтах в водоемах по долинам рек, на лайдах	Часто
Hippuris tetraphylla L.	Циркумполярный, арктический, приморский	В устьях рек на лайдах, в солоноватых озерах	»
H. vulgaris L.	Бореальный	На илистых грунтах в поймах рек, по долинам ручьев среди осок	»
Cicuta virosa L.	Бореальный евразиатский	По берегам водоемов в долинах рек, солоноватых и опресненных водоемов на лайдах	Редко
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	Бореальный голарктический	У дер. Белушье в долине правого первого ручья р. Гусенец, правый приток р. Пеши в пойменном озере	Единственная находка
Menyanthes trifoliata L.	То же	По берегам термокарстовых озер; образует заросли полосой до 2 м. В долинах зарастающих ручьев среди торфяников	Часто
Utricularia vulgaris L.	» »	У дер. Нижняя Пеша, у пристани, в пойменном водоеме	Единственная находка
Plantago maritima L.	Плюризональный	В устьях рек, на лайдах, в солоноватых и опресненных водоемах	Часто
Nardosmia laevigata (Willd.) DC.	Гипоарктический евразиатский	По долинам рек, на песчаных и каменистых грунтах	»

мелководные (глубиной до 0.7—1.2 м). Многолетнемерзлые грунты под озерными ваннами отсутствуют — здесь образуются талики. Погруженные в воду растения в подобных водоемах, кроме *Lemna trisulca*, не обнаружены. Основу растительности таких водоемов составляют прибрежно-водные виды. В водоемах на плоскобугристых болотах обнаружены всего 9 видов. Большое влияние на распределение водных растений оказывает характер донных грунтов. В водоемах на песчаном, слабозаиленном с примесью глины грунте преобладают околоводные растения *Eriophorum polystachyon*, *E. russeolum*, *Carex rariflora*, *C. aquatilis*. Однако такие озера с заиленными песками и песчано-глинистыми грунтами очень редки, и поэтому подобные формации макрофитов в целом нетипичны для озер на плоскобугристых болотах. Наиболее распространены здесь озера, в которых донные отложения представлены осевшей торфяной крошкой и остатками сфагнумов; здесь доминируют *Eriophorum russeolum*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex cinerea*, *Sphagnum girgensonii*, *S. compadum*. Такие формации макрофитов типичны для озер среди плоскобугристых болот. На склонах водоразделов в небольших лужах (глубина 0.3—0.4 м), расположенных на глинистом грунте, изредка встречается *Lemna minor*. По краям таких луж произрастают *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachyon*, *Carex rariflora*. Основными факторами, препятствующими расселению на водоразделы водных растений из пойменных водоемов, где флора наиболее разнообразная и самая богатая в рассматриваемом районе, являются, по-видимому, кислая реакция среды (pH до 4.5), более суровые условия обитания (резкие колебания уровня воды в течение безледного периода), отсутствие песчаных и песчано-глинистых грунтов и наличие донных отложений из торфяной крошки и отмершего сфагнума.

В речных долинах были обследованы водоемы-старицы с сильно заиленными грунтами. Здесь отмечена наиболее богатая по сравнению с другими водоемами в рассматриваемом регионе флора макрофитов разных экологических групп; обнаружен 21 вид (см. таблицу). В водоемах речных долин доминируют по встречаемости и общему обилию *Sparganium emersum*, *S. angustifolium*, *S. minimum*, *Potamogeton pusillus*, *P. alpinus*, *P. gramineus*, *P. berchtoldii*, *Myriophyllum spicatum*, *Alopecurus aequalis*. Эти растения к середине лета (к концу июля) полностью занимают старицы и образуют сплошные заросли, заполняющие весь водоем. В озерах надпойменных террас преобладают *Sparganium emersum*, *Potamogeton pusillus*, *P. alpinus*, *Myriophyllum spicatum*; по кромке берега, у уреза воды полосу зарослей образуют *Carex aquatilis*, *C. acuta*. В лужах и пойменных водоемах в долинах рек поселяются *Callitriche hermaphroditica*, *Utricullaria vulgaris*. Богатство флоры макрофитов здесь определяется наличием сильно заиленных и богатых органикой песчаных и песчано-глинистых или илистых отложений, а также нейтральной реакцией воды.

В устьях рек распространены значительные по площади и заливаемые морской водой в сизигийные приливы, во время нагонных ветров и в половодье приморские марши — луга-лайды. В водоемах на лайдах донные отложения представлены сильно заиленными глинисто-песчаными грунтами с большим количеством остатков отмерших растений. В воде много сероводорода. Она пресная либо слабосолоноватая — до $(3—4) \cdot 10^{-3}$ ppm. Соленая вода в такие водоемы поступает всего несколько раз за безледный период. Глубина водоемов не превышает 0.7—1.0 м. В водоемах на приморских маршах обнаружены 16 видов макрофитов. Вдоль берегов солоноватых и опресненных водоемов на лайдах вне зависимости от солености воды распространены заросли из *Triglochin maritimum*, *Hippuris tetraphylla*, *Plantago maritima*, *Cicuta virosa*. Из погруженных в воду растений обнаружены *Potamogeton pectinatus*, *P. friesii*, *P. perfoliatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Hippuris vulgaris*. *Myriophyllum spicatum* и *Hippuris vulgaris* часто занимают все пространство в мелких водоемах на лайдах, образуя сплошной покров с небольшими зеркальцами свободной воды.

Водная растительность в пределах устьевых участков и выше низовьев рек Пеши и Волонги беднее, чем пойменных водоемов (см. таблицу). В руслах рек обнаружены всего 12 видов. Бедность флоры водных растений этих рек объясняется несколькими причинами. Наиболее неблагоприятное воздействие оказывают сгонно-нагонные ветры и приливно-отливные течения. В результате в реки на значительное расстояние от устьев (до 60 км на р. Пеше и до 10—15 км на р. Волонге) дважды в сутки поступает соленая вода, а кроме того, идет постоянное переотложение донных грунтов. Низовья рек лежат в области распространения глинистых грунтов, и поэтому в воде всегда в избытке присутствует глинистая взвесь, которая практически не оседает из-за действия речных и приливно-отливных течений. Если и образуются небольшие куртинки водных растений, то их листья и стебли покрываются толстым слоем мелкодисперсной серой глины. Такие растения имеют, как правило, угнетенный внешний вид. Длительность существования подобных редких зарослей, видимо, очень незначительна, они быстро погибают или заносятся глинистыми отложениями.

Прибрежные и мелководные биотопы дважды в сутки обсыхают и вновь заливаются водой во время прилива. В устьях амплитуда колебаний уровня воды в течение суток может быть в пределах 2—4 м, а на расстоянии 40 км вверх по течению — до 1—1.2 м. Здесь нет биотопов со стабильными условиями обитания. Наряду с этим постоянно накапливающиеся вновь при ежегодных половодьях донные отложения являются причиной гибели части биотопов и формирующихся зарослей растений. Из погруженных в воду растений характерны *Potamogeton praelongus*, *P. perfoliatus*, *P. alpinus*, образующие небольшие куртинки или редкие заросли. В зоне колебания уровня воды, в прибрежье часты *Nardosmia laevigata*, *Equisetum fluviatile*, *E. palustre*, *Carex aquatilis*, *Arctophila fulva*, *Sparganium* sp., *Caltha palustris*. Вследствие указанных причин мощные заросли у ряда макрофитов не возникают. Густые заросли формируются лишь на осушенных мелководьях, они состоят из *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *Arctophila fulva*; в таких зарослях доминирует первый вид. Погруженные растения родов *Potamogeton* и *Sparganium* формируют небольшие куртинки (до нескольких квадратных метров) лишь на участках с медленным течением, в весеннее половодье защищенных от воздействия паводка.

Полученный нами материал позволяет уточнить границы ареалов ряда видов, не отмеченных ранее в предгорьях Тимана, — *Potamogeton filiformis*, *P. friesii*, *P. gramineus*, *Sparganium emersum*, *S. angustifolium*, *Utricularia vulgaris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Nuphar pumila*, *Juncus nodulosus*. В западной предгорной части Северного Тимана они встречаются на 40—60 км севернее Полярного круга. Эти данные согласуются с материалами В. Г. Сергиенко (1979) о распределении по типам местообитаний водных и околоводных растений на п-ове Канин.

Своеобразие высшей водной растительности на обследованной территории, по-видимому, связано со сложной геологической историей региона в голоцене. По данным Л. Д. Никифоровой (1982), на побережье Чешской губы около 9 тыс. лет назад при значительном потеплении климата были распространены островные березовые и еловые леса, затем на протяжении почти 6 тыс. лет эта территория находилась в зоне постоянных смен таежных и тундровых типов растительности, обусловленных чередованием потеплений и похолоданий климата. Современная наземная тундровая растительность распространена только на водоразделах, занятых торфяниками. Ее формирование шло примерно в течение последних 2.5 тыс. лет, и представлена она обедненным вариантом северотаежной растительности. Как общее следствие неблагоприятных условий обитания в озерах на плоскобугристых болотах и других мелких водоемах и в целом бедной флоры высших растений водоразделов мы видим обедненную флору макрофитов этих участков. В поймах же рек, где в течение 9 тыс. лет сохранялись островные таежные формации, пойменные водоемы и водоемы первой надпойменной террасы, занятой лесной растительностью, могли служить рефугиумами высшим водным растениям, когда на водоразделах была распространена тундра с обедненной флорой высших растений. По-видимому, следствием длительного существования в поймах рек таежных растительных формаций и является преобладание во флоре макрофитов пойменных водоемов наряду с плюризональными бореальных видов, число же арктических и гипоарктических незначительно — всего 7 из 47, обнаруженных в водоемах обследованного региона (см. таблицу), — *Nardosmia laevigata*, *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *C. rariflora*, *Eriophorum russeolum*, *Arctophila fulva*, *Sparganium hyperboreum*, *Ranunculus pallasii*. Не следует исключать и факт возможной миграции макрофитов, продолжающейся и в настоящее время, из таежной зоны, чему благоприятствуют реки (например, р. Пеша), текущие через тундру к побережью моря. Такими путями, вероятно, происходит расселение макрофитов на север, поскольку реки несут и массы теплых вод с юга, из таежной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Тт. 1—6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960—1971. — *Никифорова Л. Д.* Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока европейской части СССР. — В кн.: Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.; Наука, 1982, с. 154—162. — *Перфильев И. А.* Флора Северного края. Тт. 1—3. Архангельск: Севкрайгиз, 1934—1936. — *Постовалова Г. Г.* О распространении высших водных растений в пределах северо-востока европейской части СССР. — В кн.: Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969, с. 84—119. — *Сергиенко В. Г.* Флора полуострова Канин, ее таксономический состав и анализ: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л.: 1979. 26 с. — *Флора* Северо-Востока европейской части СССР/ Под ред. А. И. Толмачева. Тт. 1—4. Л.: Наука, 1974—1977.

ВНИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР,
Московская область, п/о ВИЛР.

Получено 6 III 1984.

УДК 581.526.325 : 389.22 : 627.81

Бот. журн., т. 70, № 6

Г. И. Кобанова, Н. И. Обухова

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА ПРЕДПЛОТИННОЙ ЧАСТИ ИРКУТСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

G. I. KOBANOVA, N. I. OBUHOVA. THE PRESENT STATE OF PHYTOPLANKTON IN THE PREDAM PART OF IRKUTSK RESERVOIR

В 1982 г. исследован фитопланктон предплотинной части Иркутского водохранилища. Сопоставив эти данные с материалами, полученными в 1980 и 1981 гг. и в первые годы существования водохранилища — 1957—1962 гг., авторы выявили ряд изменений в числе, наборе, численности и динамике доминантных видов, в их распространении по вертикали. Список планктонных водорослей существенно дополнен новыми для водохранилища видами. Согласно современным представлениям, предплотинную часть водохранилища следует охарактеризовать как мезотрофный водоем с чертами олиготрофии.

Исследование фитопланктона Иркутского водохранилища было организовано О. М. Кожовой в 1957 г. — в первый год его существования — и проводилось в течение 6 лет. В результате этих исследований, обобщенных в работе Кожовой (1964), выявлено 45 видов и разновидностей водорослей, определено их количество, распределение и динамика, оценен сток из Байкала, изучена первичная продукция. При этом в пробах фитопланктона, который фиксировали формалином, преобладали диатомовые. Состав доминантных видов был относительно постоянным во все годы исследования. Байкальские эндемичные водоросли концентрировались у дна. Наибольшая биомасса водорослей в нижней части водохранилища составляла 0.7 г/м^3. На основании полученных данных Иркутское водохранилище было охарактеризовано как имеющее сходство с олиготрофными водоемами (Кожова, 1967).

Двадцать лет спустя после образования водохранилища исследования фитопланктона были возобновлены с целью более детального изучения его состава. Они позволили не только уточнить и выявить новые для водохранилища виды, но и отметить изменения в динамике, численности и наборе доминантных видов. Среди вновь обнаруженных водорослей имеются представители, достигающие массового развития. Некоторые из них приведены в наших работах (Кожова, Кобанова, 1980; Кожова и др., 1982; Кобанова 1980; Кобанова, 1982; Загоренко, Кобанова, 1982).

Методика исследования

Поскольку известно, что фотосинтез в водоемах идет до глубины, равной величине удвоенной прозрачности воды (Винберг, 1960), в 1982 г. исследование фитопланктона мы проводили в верхнем бьефе водохранилища ежемесячно в слое воды от поверхности до глубины, равной величине удвоенной, а иногда утроенной прозрачности воды S по диску Секки. В поверхностном слое воды измеряли температуру родниковым термометром. Всего отобраны 94 количественные, зафиксированные раствором Утермеля пробы с горизонтов 0 м, $1S$, $2S$ ($3S$), в марте—июле 2—4 раза в декаду, в августе—сентябре — ежедекадно, в октябре—декабре — 1—2 раза в месяц. Пробы обрабатывали счетно-объемным методом, используя микроскоп «Amplival» фирмы Karl Zeiss Jena. Одновременно с количественными отбирали и качественные пробы; их, не фиксируя, хранили в термосе и не позже, чем через 1 ч, просматривали в лаборатории с целью выявления разрушающихся при фиксации монадных форм и определения жизненного состояния водорослей методом окрашивания метиленовой синью. Видовой состав фитопланктона установила Г. И. Кобанова. В определении видов рода *Stephanodiscus* оказывал помощь С. И. Генкал, а видов рода *Mallomonas* — И. М. Балонов.

Результаты исследования и их обсуждение

В Иркутском водохранилище в 1982 г. обнаружены 132 таксона водорослей (см. таблицу), из которых наибольшее число принадлежит зеленым (43), золотистым (33) и диатомовым (29). Их сезонная динамика рассматривается по материалам из поверхностного слоя воды. В январе—феврале планктонные водоросли в водоеме практически отсутствовали. В марте, когда снег на поверхности льда начал подтаивать, их численность достигла 21—58 тыс. кл/л, а биомасса — 32—116 мг/м^3. Наиболее многочислен в планктоне Chroomonas acuta (31—91 %). В количестве нескольких тысяч клеток в 1 л мы встречали водоросли *Aulacosira baicalensis*, *A. islandica* subsp. *helvetica*, *Gymnodinium coeruleum*. Эти крупные виды составили основу биомассы в марте.

В апреле в верхнем бьефе водохранилища образовалась полынья. Численность фитопланктона увеличилась до 75—361 тыс. кл/л, а биомасса — до 145—502 мг/м^3. Его основу продолжали составлять те же самые водоросли, что и в марте. Самым многочисленным был мелкоклеточный *Chroomonas acuta*, он достиг 278 тыс. кл/л, что составляло 77 % общей численности. В биомассе, помимо упомянутых видов, ощутимую роль, а в третьей декаде — ведущую (до 77 %) играл крупный *Mallomonas vannigera*.

В мае повышалась температура воды (1.6—6.2 °С) и уменьшалась прозрачность (6.2—2.8 м). Интенсивно увеличивались численность (863—4490 тыс. кл/л) и биомасса (499—2219 мг/м^3) фитопланктона, при этом на долю активно вегетирующих водорослей приходилось соответственно 99 и 91—99 %. Расширился комплекс доминантных видов. Максимума в развитии достиг *Chroomonas acuta*. Уже в первых числах мая его количество приблизилось к максимальному значению (см. таблицу) и оставалось высоким в течение всего месяца. Кроме него, 6 мая при температуре воды 1.6° наблюдалась вспышка развития *Mallomonas vannigera*, которая продолжалась не более 10 дней. Уже 17 мая численность вида уменьшилась на порядок, часто встречались цисты. Расцвет монадных форм происходил на фоне медленного нарастания диатомовых *Aulacosira islandica* subsp. *helvetica* и *A. baicalensis*, темпы развития которых заметно возросли 28 мая при температуре воды 6.2 °. В это же время резко увеличилась численность (в тыс. кл/л) *Chrysidalis* sp. — 1598, *Asterionella formosa* — 234, *Mitzschia acicularis* — 113, довольно обильно в мае вегетировал *Chrysococcus* sp.— 41—221, постоянно встречались *Gymnodinium coeruleum* — 1.1—6.5 и *G. baicalense* — 0.5—1.8. Последний вид в начале мая может вызывать цветение воды (Кожова, Кобанова, 1980). Возможно, что в 1982 г. *Mallomonas vannigera*, обладающий меньшими по сравнению с *Gymnodinium baicalense* размерами и имеющий, по-видимому, бóльшую скорость размножения, вытеснил его. По численности майский фитопланктон характеризуется как криптомонадовый (45—86 %) со спорадическими вспышками золотистых водорослей (до 35—44 %). На долю диатомовых приходилось лишь 2—14 % общей численности. Основу биомассы в первой половине мая составили золотистые (37—87 %), в другое время — диатомовые водоросли (36—77 %) с примесью криптомонад (до 20 %) и динофлагеллат (до 16 %). По глубинам фитопланктон распределялся относительно равномерно.

В июне температура воды достигла 7—10.2 °, а прозрачность составляла 3—4.5 м. В это время отмечено максимальное развитие фитопланктона. Его численность изменялась от 1012 до 6884 тыс. кл/л, биомасса — от 1362 до 2340 мг/м^3. В первой декаде (3 VI) при температуре воды 7.5° зарегистрирован пик в развитии *Chrysidalis* sp. (см. таблицу). Численность *Aulacosira baicalen-*

Видовой состав планктонных водорослей Иркутского водохранилища и их максимальная численность (в тыс. кл/л)

Таксон	1980 V—VI	1981 V—XII	1982 I—XII
Cyanophyta			
**Synechocystis limnetica* Popovsk.	+	+	+
**Synechocystis* sp.	—	+	+
**Aphanothece clathrata* W. et G. S. West	—	+	+
Anabaena flos-aquae (Lyngb.) Breb.	—	+	23
**A. cylindrica* Lemm.	—	+	3
A. lemmermannii P. Richt.	—	+	+
**Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralphs	—	+	75
**A. flos-aquae* f. *klebahnii* Elenk.	—	+	+
**Pseudanabaena galeata* Bocher	—	+	+
Oscillatoria sp.	—	+	19
**Phormidium* sp.	+	17	70
Chrysophyta			
**Uroglena apiculata* Reverdin	—	100	100
**Chromulina* sp.	+	+	+
**Pseudopedinella pyriforme* Carter (?)	+	21	43
**Chrysidalis* sp.	1144 (9 VI)	2046 (1 VI)	4619 (3 VI)
Dinobryon cylindricum Imh.	10	3	32
D. cylindricum var. *palustre* Lemm.	—	+	+
**D. cylindricum* var. *alpinum* (Imhof) Bachmann	+	+	+
**D. sociale* Ehr.	65 (25 VI)	59 (16 VII)	939 (5 VII)
**D. sociale* var. *stipitatum* (Stein) Lemm.	+	15 (16 VII)	216 (5 VII)
**D. bavaricum* Imhof	—	+	+
D. divergens Imh.	—	8	30
**Chrysococcus rufescens* var. *compressa* Skuja	—	+	+
**Ch. biporus* Skuja	+	+	+
**Ch. skujae* Heynig (?)	154 (15 V)	86 (25 V)	221 (28 V)
**Kephyrion littorale* Lund	—	+	+
**K. rubri-claustri* Conrad	—	+	+
**K. spirale* (Lack.) Corn.	16	4	35
**K. moniliferum* (Schmid) Bourrelly	8	3	5
**Kephyrion* sp.	2	+	+
**Paraphysomonas vestita* (Stokes) Saedeleer	—	+	+
**Spiniferomonas* sp.	—	+	+
**Mallomonas acaroides* Perty	—	+	+
**M. tonsurata* Teiling	—	+	+
**M. vannigera* Asmund	100 (15 V)	+	337 (6 V)
**M. elongata* Reverdin	—	—	+
**M. crassisquama* (Asmund) Fott	—	—	+
**Synura petersenii* Korshikov	—	—	+
**Chrysosphaerella brevespina* Korsch	—	—	+
**Monosiga ovata* S. Kent	+	+	+
**Astrosiga radiata* Zacharias	+	+	+
**Codonosiga botrytis* (Ehr.) Kent	+	+	+
**Stelexomonas dichotoma* Lackey	—	—	+
Chrysosphaera melosirae (K. Meyer) Bourrelly	+	+	+
Bacillariophyta			
Aulacosira baicalensis (K. Meyer) Sim.	—	0.2	56 (28 V)
**A. distans* var. *alpigena* (Grun.) Sim.	—	—	+
**A. granulata* Ehr. Sim.	+	+	+
**A. granulata* var. *angustissima* (O. Mull.) Sim.	—	1	0.5
A. islandica subsp. *helvetica* (O. Mull.) Sim.	0.9	558 (16 VII)	420 (10 VI)
**Cyclotella ocellata* Pant	—	+	0.1
**C. meneghiniana* Kütz.	—	+	+
**C. pseudostelligera* Hust.	—	+	+
C. baicalensis Skv.	—	0.1	0.1
C minuta (Skv.) Antip.	0.2	19	0.2
Cyclostephanus dubius (Trike) Round	—	+	+
**Stephanodiscus minutula* (Kütz.) Round	15	4027 (10 VI)	+
**S. makarovae* Genkal	—	5138 (10 VII)	860 (22 VII)
**S. triporus* var. *volgolensis* Genkal	—	—	+
S. binderanus (Kütz.) Krieg.	32	15	120 (21 VI)
**S. binderanus* var. *baicalense* Genkal, Popovsk.			
**S. skabitschevskyi* Popovsk.	—	—	+
**Rhizosolenia longiseta* Zacharias	+	+	+

Продолжение таблицы

Таксон	1980 V—VI	1981 V—XII	1982 I—XII
**Attheya zachariasii* Brun	—	+	+
**Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag.	—	54 (22 VI)	30
Fragilaria crotonensis Kitt.	3	24 (21 IX)	89 (14 IX)
F. capucina Desm.	—	0.2	+
Synedra ulna var. *danica* Kütz.	0.2	2.0	18
**S. ulna* var. *spathulifera* Grun	—	—	+
S. acus Kütz.	30	4	17
S. acus var. *angustissima* Grun.	+	+	+
Asterionella formosa Hass.	12	4262 (26 VI)	987 (29 VI)
A. gracillima (Hantzsch.) Heib.	—	1143 (1 VII)	39
Nitzschia acicularis W. Sm.	2484 (29 V)	62 (10 VI)	2353 (2 VII)
Cryptophyta			
**Cryptomonas erosa* Ehr.	+	0.5	0.1
**C. ovata* Ehr.	—	0.6	1.2
**C. gracilis* Skuja	—	0.3	0.2
**C. marssonnii* Skuja	—	2	0.3
**C. reflexa* (Marsson) Skuja	1	2	27
**C. curvata* Ehr. emend. Pennard	0.1	2	4
**Chroomonas acuta* Uterm.	348 (29 V)	578 (1 IX)	2026 (28 V)
Dinophyta			
**Gymnodinium coeruleum* Ant.	5	2	10
**G. baicalense* Ant.	5	2	5
**G. baicalense* var. *minor* Ant.			
**Peridinium cinctum* (O. F. M.) Ehr.	—	0.1	0.1
P. baicalense Kiss. et Zw.	0.2	—	0.2
**Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Bergh	—	—	+
**Glenodinium* sp.	20	7	42
Euglenophyta			
**Trachelomonas ornata* (Swir.) Skv.	—	+	+
**Euglena* sp.	+	—	+
Chlorophyta			
Chlamydomonas reinhardtii Dang.	+	+	+
**Ch. atactogama* Korsch.	—	—	+
Chlamydomonas sp. sp.	+	9	18
**Carteria globosa* Korsch.	—	+	+
C. klebsii (Dang.) France	—	+	+
Carteria sp.	+	40	+
**Scherffelia* sp.	—	1	+
**Platymonas cordiformis* (Dill) Korsch.	323 (25 VI)	179 (22 VII)	149 (20 VII)
**Platymonas* sp.	—	3	+
**Gonium pectorale* Müll.	—	+	+
Pandorina morum (Müll.) Borg	172	11	2
Eudorina elegans Ehr.	+	16	+
**Schroederia setigera* (Schroed.) Lemm.	—	+	+
**Tetraedron caudatum* (Corda) Hansg.	—	+	+
**Pediastrum tetras* (Ehrb.) Ralfs	—	+	+
**P. boryanum* (Turp.) Menegh.	—	+	+
**P. duplex* Meyen	—	+	+
**P. duplex* var. *cornutum* Racib.	—	+	+
Chlorella sp.	3	10	9
**Franceia elongata* Korsch.	—	—	+
**Lagerheimia genevensis* Chod.	—	+	+
Oocystis lacustris Chod.	—	—	+
**Monoraphidium griffithi* (Berkel) Komar.-Legner.	—	+	+
**M. contortum* (Thur.) Komar.-Legner.	—	8	7
M. irregulare (G. M. Smith) Komar.-Legner	64	31	17
**M. minutum* (Näg.) Komar.-Legner.	5	413	16
**Kirchneriella intermedia* Korsch.	—	—	+
Sphaerocystis schroeteri Chod.	—	+	+
Dictyosphaerium pulchellum Wood	—	+	+
**D. pulchellum* var. *ovatum* Korsch.	—	+	+
**D. ehrenbergianum* Näg.	—	+	+
**Coelastrum microporum* Näg.	—	+	+
**Tetrastrum glabrum* (Roll) Ahlstr. et Tiff.	—	—	+

Продолжение таблицы

Таксон	1980 V—VI	1981 V—XII	1982 I—XII
**Actinastrum hantzschii* Lagerh.	—	—	+
**Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chod.	—	+	+
**S. bijgatus* (Turp.) Kütz.	—	+	+
S. quadricauda (Turp.) Breb.	—	+	+
**Micractinium pusillum* Fres.	—	+	+
**Elacotothrix lacustris* Korsch.	2	0.4	5.0
**Koliella longiseta* (Visch.) Hindak.	+	+	+
**K. longiseta* f. *variabilis* Nigaard	276 (9 VI)	+	3
Closterium sp.	+	+	+
Cosmarium sp.	—	+	+

Примечание. Звездочкой отмечены виды, которые не были обнаружены в первые годы исследования водохранилища (1957—1962 гг.); + — случайные нахождения; — — вид не встречался. Для доминантных видов указаны даты максимального развития.

sis, достигнув 28 мая максимального значения (56 тыс. кл/л) в поверхностном слое воды, оставалась почти без изменений по 3 июня. Но после того как температура воды превысила 9° (14 VI), ее количество уменьшилось в 14 раз. Очевидно, водоросль опустилась вглубь, так как 18 июня после шторма и снижения температуры воды до 6° она равномерно рассеялась в обследуемой толще, а ее концентрация возросла до прежних значений. В последующие дни (по 24 VI) численность этого вида не уменьшалась, а на глубине, равной величине удвоенной прозрачности, даже увеличилась до максимальной (100 тыс. кл/л) за вегетационный период. Очевидно, перемешивание воды не оказывает отрицательного влияния на развитие *A. baicalensis*. Доля погибших клеток в популяции составляла 6—24 %. Выпадение водоросли из планктона наблюдалось 29 июня при температуре воды 10.2°. Развитие *A. islandica* subsp. *helvetica* в июне по сравнению с *A. baicalensis* было более интенсивным — до 420 тыс. кл/л 10 июня при температуре воды 9°. Этот вид относительно равномерно распределялся по глубинам. Погибшие особи в популяции составляли 2.5—14.5 %. В конце июня при наивысшей за месяц температуре воды отмечена вспышка в развитии *Nitzschia acicularis* (см. таблицу), резко увеличилась концентрация *A. formosa*, заметным в планктоне стал *Dinobryon sociale* (69 тыс. кл/л). Постоянно в июне встречался *Stephanodiscus binderanus*, его максимум (120 тыс. кл/л) за вегетационный период отмечен на глубине прозрачности воды.

Таким образом, основу численности фитопланктона в июне составляли диатомовые (10) 31—72 % и золотистые (16) 36—70 %, а основу биомассы — исключительно диатомовые (73—96 %).

В июле при максимальной температуре воды (14—17.1°) и прозрачности 2—4 м численность фитопланктона (2236—4409 тыс. кл/л) мало изменилась по сравнению с июньской, а биомасса уменьшилась до 780—1751 мг/м^3. Почти полностью выпала из планктона *Aulacosira baicalensis*. Резко уменьшилась численность *A. islandica* subsp. *helvetica* (до 33 тыс. кл/л, 5 VII), причем действие на нее метиленовой сини приводило к окрашиванию более 50 % клеток. Очевидно, в июле эта водоросль находилась в стадии отмирания и опускалась в нижние слои воды, сосредоточиваясь на глубинах, превышающих двойную прозрачность. После штормов (8 и 22 VII), когда температура снижалась до 11 и 12°, *A. islandica* subsp. *helvetica* вновь равномерно распределялась в обследуемом слое воды с численностью, превышающей 300 тыс. кл/л. В течение всего июля многочисленна была *Asterionella formosa* (515—1873 тыс. кл/л), однако 88—99 % ее клеток окрашивалось метиленовой синью. Вероятно, в июле основу популяции *A. formosa*, так же как и *A. islandica* subsp. *helvetica*, составляли погибшие особи. Как и в 1981 г., их число резко увеличилось, как только температура воды превысила 14°, что было отмечено на две недели раньше по сравнению с предыдущим годом. Штормовое перемешивание воды не вызывало уменьшения численности этой водоросли.

Из активно вегетирующих водорослей в первой половине июля в массе развивалась *Nitzschia acicularis* (см. таблицу) и равномерно распределялась в обследуемой толще воды. Помимо нее, 5 июля при температуре воды 17.1° достиг пика в развитии *Dinobryon sociale* +var. *stipitatum*. Его максимальная за вегетационный период численность (1155 тыс. кл/л) отмечена на глубине, равной величине прозрачности воды. В это же время у этого вида наблюдалось массовое спорообразование (323 тыс. кл/л в среднем для слоя). После шторма (8 VII) средняя численность вида уменьшилась на порядок, а количество спор — в 15 раз, т. е. интенсивное развитие *D. sociale*±var. *stipitatum* наблюдалось в период наибольшего прогрева воды и длилось около 10 дней. Перемешивание вод, вероятно, не способствует развитию вида. Споры *D. sociale* выпадают из планктона в короткие сроки. Концентрация *Chrysidalis* sp. в июле изменялась от 155 до 650 тыс. кл/л и несколько возрастала после штормов.

Таким образом, основу численности фитопланктона с учетом погибших водорослей в июле составляли диатомовые (51—83 %) и в меньшей степени — золотистые (13—45 %). Биомасса слагалась в основном диатомовыми (48—93 %), а в первой декаде — еще и золотистыми (31—51 %). Кратковременно (16—20 VII) заметную роль (6—14 %) в биомассе играли зеленые водоросли за счет развития *Platymonas cordiformis*.

В августе температура воды колебалась от 13.5 до 16.6°, а прозрачность увеличилась до 3—4.8 м. В этот период отмечались наименьшие за лето значения численности и биомассы фитопланктона. Лишь в пробе, отобранной в ветреный день (2 VIII), после затяжного дождя с 27 по 31 июля, они еще высокие. Численность составляла 3041 тыс. кл/л за счет *Asterionella formosa* (48 %), а биомасса — 1338 мг/м^3 за счет *Aulacosira islandica* subsp. *helvetica*. При этом популяция первой водоросли состояла из погибших особей на 98, а популяция второй — на 69 %. Колонии *Asterionella formosa*, содержащие клетки с остатками хлоропластов, были почти сплошь покрыты бесцветными жгутиковыми, среди которых встречался впервые отмеченный в ангарских водохранилищах представитель рода *Monosiga*. Возможно, эти бесцветные организмы, постоянно работая жгутами, в какой-то мере способствуют поддержанию отвегетировавшей *Asterionella formosa* в верхних слоях воды. На долю жизнеспособных водорослей 2 августа приходилось лишь 49 % численности и 30 биомассы фитопланктона. Среди них наиболее обилен *Chrysidalis* sp. (66 %) и менее — *Chroomonas acuta* (21 %). Основу биомассы составляли крупные водоросли — *Aulacosira islandica* subsp. *helvetica* (44%), *Gymnodinium coeruleum* — 15 % при численности 3.9 тыс. кл/л и мелкоклеточный *Chrysidalis* sp. — 14 %. В обследуемом слое воды водоросли распределялись равномерно.

Во второй декаде (12 VIII) фитопланктон отбирали при спокойной воде после солнечных дней с температурой воздуха до 30°. Его численность с учетом отвегетировавших диатомовых составляла 950 тыс. кл/л, без них — 349, а биомасса соответственно — 411 и 145 мг/м^3. Из погибших водорослей в планктоне встречалась в основном *Asterionella formosa*, на ее долю приходилось 60 % численности и 61 биомассы фитопланктона. Среди активного планктона наибольшее значение в процентах по численности имели мелкоклеточные водоросли *Chroomonas acuta* — 17, *Chrysidalis* sp. — 16, *Stephanodiscus* sp. — 12, а по биомассе *Gymnodinium coeruleum* — 21, *Cryptomonas reflexa* — 20, *Dinobryon sociale* — 8%.

Следующая проба была взята 23 августа. Перед этим в течение недели стояла безоблачная жаркая (до 30°) погода. Численность фитопланктона составила 1442 тыс. кл/л, биомасса — 753 мг/м^3, а без учета мертвых диатомовых — соответственно 331 и 264. На долю *Asterionella formosa* приходилось 77 % численности и 65 биомассы фитопланктона, но она была представлена исключительно погибшими особями. В планктоне в это время появился *Uroglena apiculata*. Наблюдалось новое увеличение численности видов рода *Dinobryon* с преобладанием *D. sociale*. Среди жизнеспособных водорослей виды рода *Dinobryon* были ведущими и составляли 37 % их общей численности и 49 биомассы. Кроме них, многочисленными были *Chrysidalis* sp. (21 %) и *Chroomonas acuta* (14 %), а в биомассе существенная доля принадлежала *Gymnodinium coeruleum* (8 %).

В целом фитопланктон в августе следует охарактеризовать как диатомовый

(57—80 % численности, 69—88 биомассы) в основном за счет *Asterionella formosa*, сконцентрированной в поверхностном слое, и *Aulacosira islandica* subsp. *helvetica*, преобладавшей в нижних слоях обследуемой зоны. Среди жизнеспособных водорослей самыми многочисленными были золотистые (26—59—67 %); им сопутствовали криптомонады (15—22 %) и диатомовые (11—18 %). По биомассе активный фитопланктон являлся диатомово-золотистым (13—56 и 15—51 %) с примесью динофлагеллат (15—22 %).

В сентябре температура воды понизилась до 10.8—8.2°, а прозрачность — до 2.5—3.5 м. В развитии фитопланктона наблюдался новый подъем. Его численность изменялась от 458 до 1673 тыс. кл/л, биомасса — от 275 до 901 мг/м^3, а доля активно вегетирующих водорослей составляла соответственно 86—90 и 86—95 %. К середине сентября достигла второго максимума численность *A. islandica* subsp. *helvetica* (237 тыс. кл/л), а в третьей декаде — *A. formosa* (682 тыс. кл/л). Кроме них, многочисленными были *Chrysidalis* sp., *Chroomonas acuta*. Основу биомассы составляли диатомовые (41—65 %), а в третьей декаде заметную роль играли динофлагеллаты (10 %).

В октябре вода охладилась до 8.2—4°, ее прозрачность составляла 2.5—3 м. Количество фитопланктона уменьшилось до 590—897 тыс. кл/л, биомасса — до 214—280 мг/м^3. На долю активно вегетирующих водорослей приходилось 94—97 % численности и 97—98 биомассы фитопланктона. По численности преобладали *Chroomonas acuta* (40—49 %), *Chrysidalis* sp. (36—11 %), *Asterionella formosa* (10—9 %). Годового максимума достиг *Gymnodinium coeruleum* (9.7 тыс. кл/л) при температуре воды около 8°. Этот вид и *A. islandica* subsp. *helvetica* играли основную роль в биомассе — до 47 и 38 % соответственно. Таким образом, фитопланктон по численности криптомонадово-золотистый (39—49 и 10—38 %), по биомассе динофлагеллатово-диатомовый (24—50 и 22—51 %).

В ноябре температура воды изменялась в небольших пределах (3.8—2°), прозрачность увеличивалась (2.9—4.5 м). Численность фитопланктона колебалась от 371 до 535 тыс. кл/л, биомасса — от 455 до 645 мг/м^3. Доля активно вегетирующих водорослей составляла 98—91 % численности фитопланктона и 99—86 % биомассы. Наблюдался новый подъем в развитии *A. islandica* subsp. *helvetica*, составившей 48—54 % численности и 82—93 биомассы. Многочисленными в планктоне были *Chroomonas acuta* (47—21 %), в третьей декаде — *Chrysidalis* sp. (20 %). По численности фитопланктон в ноябре — диатомово-криптомонадовый (52—57 и 22—47 %), по биомассе — диатомовый (83—94 %). В декабре численность фитопланктона еще уменьшилась. Доминировала *A. islandica* subsp. *helvetica*.

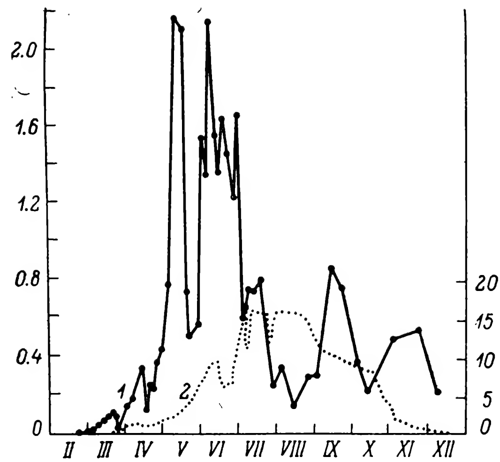
В осенние месяцы и в декабре фитопланктон по глубинам распределялся относительно равномерно вследствие ветрового и конвекционного перемешивания.

Кроме планктонных водорослей, в 1982 г., так же как и в 1980 и 1981 гг., в пробах воды постоянно встречались донные представители, в основном диатомовые (*Ceratoneis arcus*, *Rhoicosphenia curvata*, виды родов *Synedra*, *Cocconeis*, *Navicula*, *Gomphonema*, *Nitzschia*, *Didymosphenia*), иногда зеленые водоросли из обрастаний (*Ulothrix zonata*, *Spirogyra* sp.).

В фитопланктоне по численности преобладали, как правило, мелкоклеточные водоросли — криптомонады, золотистые, диатомовые, а по биомассе — крупные, в основном диатомовые, часто совместно с динофлагеллатами или золотистыми.

В весенний период крупные диатомовые водоросли (виды рода *Aulacosira*) медленно набирали темпы развития, а монадные виды, особенно мелкие (*Chroomonas acuta*, *Chrysidalis* sp.) быстро увеличивали свою численность и на фоне нарастания диатомовых давали вспышки развития.

Из погибших водорослей в планктоне встречались в основном диатомовые. Не отмечены мертвые монадные формы. Возможно, для них характерно взрывообразное разрушение. Наибольшее количество нежизнеспособных особей наблюдалось в июле—августе, т. е. в конце вегетационного периода массовых видов: *Aulacosira islandica* subsp. *helvetica* и *Asterionella formosa*. Водоросли, имеющие цилиндрические колонии, после гибели выпадали из планктона в довольно короткие сроки, особенно те, у которых толстостенный панцирь (*Aula-*



Динамика активно вегетирующего фитопланктона в 1982 г.

По осям ординат: *1* — биомасса, г/м^3; *2* — температура воды, °С; *по оси абсцисс* — месяцы.

cosira baicalensis). Более продолжительное время в толще воды удерживалась *A. formosa*, имеющая тонкостенный панцирь и парашютообразное строение колонии. Наши наблюдения за развитием *A. formosa* в Иркутском водохранилище подтверждают вывод Н. А. Петровой (1971) о том, что эта водоросль может долгое время удерживаться в толще воды и даже образовывать «псевдопик» будучи уже в мертвом состоянии. В динамике этой водоросли в 1982 г., так же как и в 1981 г., наблюдалось два пика численности, первый максимальный — в конце июня, второй меньший — в конце сентября. Наличие этих двух разделенных во времени максимумов связано с температурным режимом водоема. Осенняя вспышка численности *A. formosa* отмечается и в Онежском озере, но и здесь она никогда не бывает такой высокой, как летняя. Поскольку первый пик развития этой водоросли совпадает с периодом летнего солнцестояния, то возможно, что одним из факторов, вызывающих более слабое ее развитие осенью, может быть недостаток солнечной радиации. Об этом же свидетельствует жизненное состояние водоросли. Осенью она имеет бледные хлоропласты, ее деление менее интенсивное, не образуется таких многоклеточных колоний (более 40 клеток), как летом.

Доминантные виды, в том числе и эндемики Байкала, в начале их массового развития концентрировались у поверхности. По мере прогревания воды они насыщали глубинные слои и часто достигали максимальных значений на глубине, равной величине прозрачности воды. В связи с этим можно предположить, что при более низких температурах воды водоросли нуждаются в большей освещенности.

В число массовых в 1982 г. входило 13 видов, т. е. такое же число, что и в 1981 г. Однако их состав в эти годы совпадал лишь на 69 %. Отличался он и от такового в 1980 г. (см. таблицу). Из водорослей, впервые зарегистрированных в водохранилище в 1977—1982 гг., в число массовых в разные годы входили *Mallomonas vannigera*, *Chrysidalis* sp., *Dinobryon sociale*, *Gymnodinium baicalense*, *Chroomonas acuta*, *Stephanodiscus minutula*, *S. makarovae*, *Platymonas cordifirmis*, а в 1983 г. — еще и *Rhizosolenia longiseta*.

Максимальные биомассы фитопланктона в предплотинной части водохранилища, как и предполагалось ранее (Васильева, Кожова, 1960), возросли с 0.7 до 3.7 г/м^3 в 1981 г. и 2.3 в 1982 г., а в 1977 г. в период цветения *Gymnodinium baicalense* биомасса достигла 20 г/м^3 (Кожова, Кобанова, 1980). Сезонный ход кривой общей биомассы активно вегетирующих водорослей в 1981—1982 гг. имел два максимума: первый приходился на июнь—июль, второй — на сентябрь. Кроме того, в ноябре 1982 г. наблюдался новый подъем биомассы за счет развития *Aulacosira islandica* subsp. *helvetica* (см. рисунок), что, вероятно, явилось следствием затяжной осени. Согласно современным представлениям, Иркутское водохранилище по характеру сезонной динамики биомассы фитопланктона, набору доминантных видов и уровню их развития следует отнести к водоемам мезотрофного типа с чертами олиготрофии.

ЛИТЕРАТУРА

Васильева Г. Л., Кожова О. М. Некоторые данные о бактерио-, фито- и зоопланктоне Иркутского водохранилища в годы его образования (1957—1958 гг.). — Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, 1960, № 8—9, с. 5—8. — *Винберг Г. Г.* Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во Белорус. гос. ун-та, 1960. 329 с. — *Загоренко Г. Ф.*, *Кобанова Г. И.* О представителе рода *Koliella* (*Ulothrichaceae*) из оз. Байкал. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 990—992. — *Кобанова Г. И.* Фитопланктон реки Ангары и влияние на него антропогенных факторов: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Иркутск, 1980. 18 с. — *Кобанова Г. И.* Роль золотистых водорослей в ангарских водохранилищах. — В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Мониторинг бактериального и растительного населения водоемов. Тез. докл. к Всес. науч. конф. Иркутск, 1982, с. 71—72. — *Кожова О. М.* Первичная продукция фитопланктона и условия ее образования в системе Байкал—Иркутское—Братское водохранилища. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М.: Наука, 1967, с. 223—228. — *Кожова О. М.* Фитопланктон Иркутского водохранилища. — В кн.: Биология Иркутского водохранилища. Тр. Лимнол. инст. СО АН СССР, 1964, т. 11 (31), с. 41—114. — *Кожова О. М., Кобанова Г. И.* Влияние антропогенных факторов на фитопланктон и качество воды Ангары. — Вод. ресурсы, 1980, № 1, с. 61—66. — *Кожова О. М., Кобанова Г. И., Обухова Н. И.* О видах рода *Dinobryon* (*Euchromonadaceae*), обитающих в Ангаре и ее водохранилищах. — В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Мониторинг бактериального и растительного населения водоемов. Тез. докл. к Всес. науч. конф. Иркутск, 1982, с. 74—75. — *Петрова Н. А.* Фитопланктон Онежского озера. — В кн.: Растительный мир Онежского озера. Л.: Наука, 1971. 194 с.

Иркутский государственный университет. Получено 2 IV 1984.

УДК 582.29 (479) Бот. журн., т. 70, № 6

В. С. Новрузов, В. Г. Онипченко

К ЛИХЕНОФЛОРЕ ГОРНО-ЛУГОВОГО ПОЯСА ТЕБЕРДИНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

V. S. NOVRUZOV, B. G. ONIPCHENKO. A CONTRIBUTION TO THE LICHEN FLORA OF THE MOUNTAINOUS-MEADOW BELT OF THE TEBERDA STATE RESERVE

На основании литературных данных и личных сборов составлен список лишайников Тебердинского государственного заповедника.

Инвентаризация флоры споровых растений высокогорий СССР заметно отстает от изучения флоры сосудистых растений. Это связано с относительной труднодоступностью высокогорных территорий для экспедиционных исследований и с методическими сложностями в определении видов этой группы растений. В то же время мхи и лишайники играют значительную роль в сложении многих растительных ассоциаций альпийского пояса гор (Воробьева, 1977; Douglas, Bliss, 1977), являются пионерами зарастания скальных субстратов. Все это делает необходимым тщательное изучение споровых растений и в первую очередь инвентаризацию их флоры для горных территорий СССР. На высокогорьях часто встречаются виды, ранее не указанные не только для данной области или района, но и для такой горной страны, как Кавказ в целом (Новрузов, 1977; Инашвили, 1978).

Специальные исследования лихенофлоры Тебердинского государственного заповедника практически отсутствуют. Сведения о лишайниках территории заповедника можно найти в ряде флористических и геоботанических работ (Sommier, Levier, 1900; Radde, 1901; Тумаджанов, 1947, 1948; Шифферс, 1953; Бархалов, 1969), в которых упоминаются 23 вида лишайников. В сводной работе Ш. О. Бархалова встречаются данные о распространении этих лишайников.

В настоящей работе авторы представляют весьма далекий от завершения список видов лишайников, образцы которых были собраны в июле 1976—1978 гг. в горно-луговом и субнивальном поясах Тебердинского государственного заповедника. Сборы проводились в следующих пунктах (см. рисунок).

1. Долина р. Муху. Вторичный субальпийский луг с выходами скал и отдельными валунами (граниты, гранодиориты, гнейсы) (2000). [1]

2. Вершина горы Малая Хатипара. На силикатных породах и в почве между камнями (3150).

---

[1] Цифры в скобках указывают абсолютную высоту в метрах над уровнем моря.

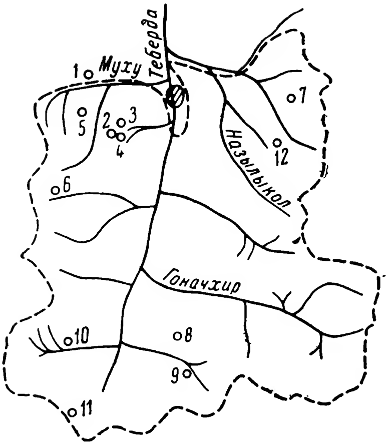


Схема Тебердинского заповедника

Цифры — пункты сбора лишайников.

3. Пустошные альпийские сообщества на восточном гребне Малая Хатипара (Воробьева, 1977). Ассоциации с доминированием *Campanula biebersteiniana* Schult., *Anemone speciosa* Adam. ex *g*. Pritz., *Festuca ovina* L., *Carex huetiana* Boiss. и покрытием лишайниками 5—50 % (2750).

4. Скальные выходы силикатных пород на восточном гребне Малая Хатипара (2400).

5. Колокольчиково-лишайниковая пустошь на хр. Азгек (3000).

6. Альпийские ковры с доминированием *Campanula biebersteiniana* близ Хаджибейского озера (2950).

7. Скально-осыпные склоны горы Кышкаджар западной экспозиции (2800).

8. Увлажненные альпийские луга на хр. Мусса-Ачитара. Ассоциации с доминированием *Campanula biebersteiniana*, *Carum caucasicum* (Bieb.) Boiss., *Sibbaldia semiglabra* C. A. Mey. (2850).

9. Альпийские кустарниковые пустоши и скальные выходы в долине р. Птыш (2500).

10. Субальпийское редколесье в долине р. Алибек. На стволе *Betula litwinowii* Doluch. (2000).

11. Скальные выходы на Софруджинском перевале (3400).

12. Разнотравно-лишайниковые пустоши с участием *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur близ Ариучатского озера (2800). Виды рода *Dermatocarpon* собраны на подводных частях камней в озере.

В таблице представлены сведения о видах, собранных авторами и указанных в литературных источниках.

Список видов лишайников, собранных на территории Тебердинского государственного заповедника

Вид	Пункт сборов	Литературные источники
Acarospora molybdina (Wahlenb.) Trevis.	1	
A. rufa (Vain.) H. Magn.	1	
Aspicilia alphoplaca (Wahlenb.) Poelt	1	
A. cinerea (L.) Koerb.	1	
A. cupreoatra (Nyl.) Arn.	1	
A. maculata (H. Magn.) Oxn.	1	
A. sphaerospora (Tomin.) Oxn.	1	
Bryoria bicolor (Ehrh.) Brodo et D. Hawksw.	1	Jatta, in: Sommier, Levier (1900 : 524)
Caloplaca saxicola (Hoffm.) Nord.	4	
Candelariella vitellina (Ehrn.) Müll. Arg.	1	
Cetraria cucullata (Bellardi) Ach.	3	Тумаджанов (1948 : 37)
C. islandica (L.) Ach.	2, 3, 5 6, 12	Jatta, in: Sommier, Levier (1900 : 527)
Cladina stellaris (Opiz) Brodo		Тумаджанов (1947 : 59)
Cladonia amaurocraea (Flk.) Schaer.	4	Jatta, in: Sommier, Levier (1900 : 526)
C. fimbriata (L.) Fr.	4	Тот же: 525 (1900 : 525)
C. furcata (Huds.) Schrad.	2, 9	
C. macroceras (Delise) Ahti	3	
C. pyxidata (L.) Hoffm.	1, 3	
C. mitis (Sandst.) Hale et W. Culb.	3, 12	Тумаджанов (1947 : 82)
Collema flaccidum Ach.		Jatta, in: Sommier, Levier (1900 : 523)

Продолжение таблицы

Вид	Пункт сборов	Литературные источники
Cornicularia aculeata (Schreb.) Ach.	2	
Dermatocarpon arnoldianum Degel.	12	
D. rivulorum (Arn.) DT. et Sarnth.	12	
D. miniatum (L.) Mann.	3	
Dactylina madreporiformis Tuck.	3	Jatta, in: Sommier, Levier (1900 : 525)
Evernia divaricata (L.) Ach.	1	Бархалов (1969 : 74)
Dimelaena oreina (Ach.) Norm.	1	
Lecanora badia (Pers.) Ach.	7	
L. frustulosa (Dicks.) Ach.	1	
L. hieroglyphica Poelt	1	
L. rupicola (L.) Zahlbr.	1	
Lobaria verrucosa (Huds.) Hoffm.		Тумаджанов (1947 : 84)
Parmelia caperata (L.) Ach.		Тот же
P. centrifuga (L.) Ach.	1	
P. conspersa Ach.		Jatta, in: Sommier, Levier (1900 : 530)
P. incurva (Pers.) Th. Fr.	1	
P. pulla Ach.	1	
P. quercina (Willd.) Vain.	1	
P. perlata (Huds.) Ach.	1	Тумаджанов (1947 : 84)
P. saxatilis (L.) Ach.	1	
P. stygia (L.) Ach.	1	
P. taractica Krempelh.	2	Jatta, in: Sommier, Levier (1900 : 530)
Peltigera polydactyla (Neck.) Hoffm.		
P. rufescens (Weis.) Humb.	1	Тот же : 528
Rhizoplaca melanophtalma (Ram.) Leucort et Poelt	1	
R. chrysoleuca (Smith.) Zopf	1, 11	То же
Physconia muscigena (Ach.) Poelt	4	Тот же : 530
Pseudovernia furfuracea (L.) Zopf	1	
Rhizocarpon geographicum (L.) DC	1, 2	
R. reductum Th. Fr.	2	
R. viridiatum (Wulf.) Koerb.	1	
Ramalina fraxinea (L.) Ach.	10	
Solorina crocea (L.) Ach.	3	
S. saccata (L.) Ach.	3	
Squamarina lentigera (Web.) Poelt	2	
Stereocaulon alpinum Lonur.	3, 6, 8	То же
Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer.	4	То же : 527
Umbilicaria cylindrica (L.) Del. ex Duby	1, 2, 9	» » : 531
U. decussata (Villd.) Frey.	2	
U. deusta (L.) Baumg.	1	
U. grisea Hoffm.	4	
U. proboscidea (L.) Schaer.	1	
U. pustulata (L.) Hoffm.	1	
U. vellea (L.) Ach. em Frey.	5	» » :

ЛИТЕРАТУРА

Бархалов Ш. О. Листоватые и кустистые лишайники Азербайджана. — Баку: Элм, 1969. 306 с. — *Воробьева Ф. М.* Растительность альпийского пояса Тебердинского заповедника. — Тр. Тебердин. заповед., 1977, вып. 9, с. 27—87. — *Инашвили Ц. Н.* Новые и редкие лишайники для Кавказа. — Зап. по систем. и геогр. раст. АН ГССР, 1978, т. 35, с. 81—83. — *Новрузов В. С.* Лишайники верхнегорной части южных склонов Большого Кавказа (в пределах Азербайджана). — В кн.: Флора и растительность высокогорий СССР и их хозяйственное использование. — Пробл. бот., 1977, т. 13, с. 28—30. — *Тумаджанов И. И.* Лесная растительность долины Теберды в свете послеледниковой истории фитоландшафтов. — Тр. Тбилис. бот. ин-та, 1947, т. 11, с. 3—107. — *Тумаджанов И. И.* Очерк болотной растительности долины Теберды. — Тр. Тбилис. бот. ин-та, 1948, т. 12, с. 17—54. — *Шифферс Е. В.* Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 400 с. — *Douglas G. W.*, *Bliss L. C.* Alpine and high subalpine plant communities of the North Cascades Range, Washington and British Columbia. — Ecol. Monogr., 1977, vol. 47, № 2, p. 113—150. — *Sommier S.*, *Levier E.* Enumeratio plantarum anno 1890 in Caucaso lectarum. — Acta Morti Petropol., 1900, vol. 16, p. 523—536. — *Radde G.* Die Sammlungen der Kaukasischen Museums, Vol. 2. Tiflis, 1901. 201 S.

Азербайджанский сельскохозяйственный институт,
Московский государственный университет.

Получено 14 II 1983.

УДК 582.475 (477.8) Бот. журн., т. 70, № 6

А. И. Швиденко

АРЕАЛ *ABIES ALBA* (*PINACEAE*) НА ЮГО-ЗАПАДЕ СССР

A. I. SHVIDENKO. THE AREA OF *ABIES ALBA* (*PINACEAE*) IN THE SOUTH-WEST OF THE USSR

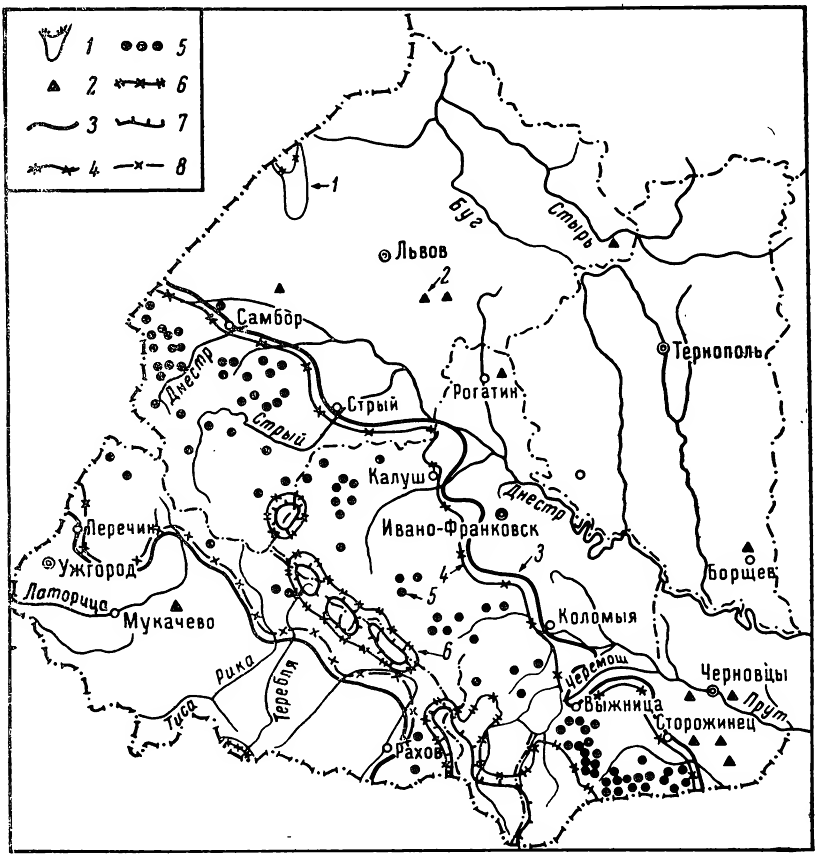
Приведены наиболее полные данные о распространении *Abies alba* на территории СССР.

Ареал пихты белой *Abies alba* Mill. на восточной окраине ее распространения на территории нашей страны и состояние пихтовых фитоценозов изучены недостаточно. В работах многих авторов дано поверхностное, часто неправильное представление о пихтовых лесах. Например: «европейская пихта в Карпатах в границах СССР распространена спорадически в насаждениях ели европейской, а также в буковых лесах» (Сочава, 1956 : 141); или: «в Украинских Карпатах пихта занимает среднегорную полосу 500—750 м» (Горошко, 1975 : 20). Публикации А. П. Ильинского (1945), М. А. Голубца (Голубець, 1971; Голубец, 1978), С. Я. Соколова с соавторами (1977) не дают полного представления об особенностях распространения, верхней и нижней вертикальных границах ареала пихты белой в рассматриваемом регионе. В новейшей отечественной литературе имеется ошибочное представление, что пихта белая произрастает на Камчатке и Сахалине, реже в культуре — в других районах Дальнего Востока (Атрохин и др., 1982), где этот вид не встречается. Н. И. Косец (1967) выделяет формации пихты белой только в виде нескольких островков в бассейне р. Сирет и в верховьях р. Днестр.

Наиболее подробное описание ареала пихты белой находим у Голубца (1978). Однако на приводимой схеме отображены не все местонахождения пихты белой в Украинских Карпатах и нет данных о ее распространении на прилегающих территориях. Не показаны местообитания этого вида за пределами района ее основного распространения — на юго-западном мегасклоне Карпат в бассейне р. Тисы у пос. Буштын, на Подольской (Расточье), Черновицкой и Хотинской возвышенностях.

Мы изучали степень заселения пихтой белой территории ареала, что позволило уточнить распространение этого вида, выявить его новые местонахождения, установить границы распространения пихтовых фитоценозов, нижнюю и верхнюю вертикальные границы расселения пихты как вида и островки древостоев пихты за пределами ее сплошного распространения. Различать в пределах экологического ареала древесной породы — основного лесообразователя — фитоценотический ареал очень важно для правильной диагностики, выделения и обоснования типов леса.

Современная нижняя граница ареала пихты белой на северо-восточном мегасклоне Украинских Карпат от государственной границы с Социалистической Республикой Румынией проходит вверх по террасам высокого яруса р. Сирет до с. Комаривцы Черновицкой обл., где поворачивает на север к р. Черемош, следует по правобережным террасам ее древней поймы к г. Выжница, переходит на левобережье в Ивано-Франковскую обл., огибает Коломыйскую, Ивано-Франковскую и Калушскую котловины, вблизи устья р. Свича достигает р. Днестр и от с. Монастырец Львовской обл. проходит по линии с. Монастырец—с. Подорожное—г. Стрый—с. Летня—с. Быстрица—г. Самбор—с. Миженец, а далее уходит на территорию Польской Народной Республики



Ареал пихты белой на юго-западе СССР.

1 — окраина ареала пихты на Расточье, *2* — очаги пихты белой за пределами ареала; нижняя граница: *3* — экологического, *4* — фитоценотического ареалов пихты; *5* — массовое распространение пихтовых фитоценозов (каждая точка указывает на распространение фитоценоза на 1 тыс. га); верхняя граница: *6* — фитоценотического, *7* — экологического ареалов пихты; *8* — окраина ареала пихты у пос. Буштын в Закарпатье.

(см. рисунок). За пределами нижней границы имеются единичные насаждения на Черновицкой возвышенности (Валя-Кузьминское лесничество), в юго-западных отрогах Хотинской возвышенности (Садгорское лесничество), в западной части Подольской возвышенности, называемой Расточье (Немировское лесничество). Верхняя граница ареала проходит по государственной границе с СРР до р. Перкалаба, по которой уходит вниз до р. Белый Черемош, поворачивает на запад к пос. Буркут на р. Черный Черемош, далее, обогнув верхние части гор Поп Иван, Говерла, Сыняк, Сывуля, Грофа и Магура, проходит по водораздельному хребту до государственной границы с Чехословацкой Социалистической Республикой. Нижний предел ареала пихты белой на юго-западном мегасклоне от государственной границы с ЧССР северо-западнее с. Перечин проходит по линии с. Перечин—с. Невицкое—с. Ярок—пос. Верхняя Визница—с. Родниковка—с. Подполозье, далее к горе Стой, по хр. Боржава на юго-восток, северо-восточнее с. Нижний Быстрый пересекает р. Рика, проходит севернее с. Ольшаны, обходит горы Менчул и Красную, далее в направлении с. Кобылецкая Поляна—с. Луг достигает государственной границы с СРР и уходит за пределы Украины.

Ареал пихты белой в Львовской обл. разорван долиной р. Днестр и Надсанской низменностью. Горная часть области, называемая Бескиды, — основное местонахождение пихты белой. Кроме Бескид, она встречается на Расточье, которое вклинивается между Надбужанской и Надсанской низменностями. Имеющиеся в Немировском лесничестве местонахождения пихтовых фитоценозов не являются островными, как утверждал С. М. Стойко (1980), а расположены на окраине ареала. Пихта белая широко распространена в северо-западном направлении от г. Немирова по польскому Расточью в ПНР.

Представленный на карто-схеме ареал отражает все существующие местонахождения пихты белой на юго-западе СССР. Кроме этого, небольшой участок имеется в Беловежской Пуще в урочище «Тисовка» на территории БССР (Юркевич, 1941; Шкутко, Мартинович, 1967; Gunia, Kowalski, 1968). Местообитание пихты белой в Беловежье также не изолированное, а является остатками произраставших здесь когда-то пихтовых лесов. Ближайшие их форпосты на территории ПНР находятся в устье р. Кшны (приток р. Буг), у самой государственной границы (Gostynska-Jakuszewska, 1972). Юго-западнее этого участка в надлесничестве «Хотылив» в 2.5 км западнее с. Перковице Бяла Подляского р-на имеется еще один массив. Самым северным местонахождением пихты белой на северо-восточной окраине ее ареала является урочище «Дембняк» (ПНР), расположенное в лесничестве Кочуев надлесничества «Лосице». Ареал пихты белой — автохтонный, сплошной, поскольку отмечается регулярная ее встречаемость в соответствующих местообитаниях.

Анализируя отечественные публикации о путях миграции пихты белой в Карпаты в послеледниковый период (Гричук, 1950; Козий, 1950; Нейштадт, 1957; Кондратюк, 1965; Генсирук, 1975) и особенности заселения этим видом территории Закарпатья в данное время, можно предполагать, что на юго-западный мегасклон он проник через Ужокский, Верецкий, Вышковский и Яблоницкий перевалы после широкого распространения на северо-восточном мегасклоне. 7—8-тысячелетнее расселение пихты белой в Карпатах, которое на северо-восточном мегасклоне даже достигло высоты 200—300 м над ур. м., в Закарпатье приостановилось или скорость его крайне замедлилась. Этому способствовали не только неблагоприятное антропогенное воздействие, но и более высокая периодическая засушливость климата в этом районе.

Высотные пределы и диапазон распространения пихты белой на северо-восточном и юго-западном мегасклонах Украинских Карпат существенно различаются. Это вызвано ориентацией параллельных друг другу карпатских хребтов, вытянутых с северо-запада на юго-восток, их общей выдвинутостью на северо-восток, что обусловливает особый для этого региона климатический режим. Расположение хребтов поперек направления адвекции континентальных и атлантических воздушных масс определяет увлажнение и термический режим склонов. Юго-западный мегасклон, воспринимающий влияние теплых и влажных атлантических и средиземноморских воздушных масс, благоприятен для произрастания пихты. Несмотря на одинаковые гипсометрические уровни, этот склон всегда теплее северо-восточного, где погодные условия формируются под влиянием северо-западных атлантических, арктических и континентальных воздушных масс, поэтому здесь нижняя граница распространения пихты белой проходит выше. Термический режим ареала пихты белой в Карпатах характеризуется суммой активных температур 900—2200°, а условия увлажнения — количеством осадков 600—1400 мм в год. Оптимальный рост ее насаждений наблюдается в зоне с осадками 700—1000 мм в год. Северо-восточная граница фитоценотического ареала пихты белой совпадает с изоплетой 700 мм осадков в год. На юго-западном мегасклоне она проходит местами выше изоплеты 900 мм в год, что вызвано непериодическими изменениями погоды, засухами. Естественные пихтовые фитоценозы встречаются здесь на высоте 500, а примесь пихты белой в буковых лесах — с высоты 400—450 м над ур. м. На северо-восточном мегасклоне пихтарники формируются до высоты 1100—1150, а на юго-западном — до 1300 м над ур. м. Проникновение пихты белой высоко в горы обусловлено высокой относительной влажностью воздуха и большим количеством выпадающих осадков, благодаря чему лето отличается прохладой, а зимы — умеренными морозами. Пихта белая в отдельных случаях наряду с елью и буком достигает верхней границы леса (Колищук, 1952). Вблизи верхней термической границы формируются смешанные елово-пихтовые, более редкие, чем у нижнего предела ареала, древостои. Из-за этого в них создаются лучшие тепловые условия для процессов возобновления и фотосинтеза.

Древостои с преобладанием пихты белой на юго-западе СССР на начало 1980 г. занимали площадь около 100 тыс. га. В отличие от пихтовых лесов других горных систем, например Урала (Коновалов, Чернов, 1979), в Карпатах формируются не только смешанные, но и чистые природные пихтовые фитоценозы. Доля монодоминантных пихтарников составляет около 10 %. Имеется также значительная площадь фитоценозов других лесообразующих пород с примесью пихты белой, составляющая 329 тыс. га. В пределах ареала пихта белая продолжает расселяться. Ее обильный подрост появился под пологом насаждений других пород, в составе которых плодоносящих деревьев пихты белой нет, на площади около 16.1 тыс. га. Доля пихты белой в смешанных фитоценозах с возрастом постепенно увеличивается. В производных молодых древостоях этот вид во многих случаях уже образовал густой ярус подроста, в средневозрастных и приспевающих входит в состав первого яруса, в спелых — преобладает в составе, в перестойных — образует древостои с абсолютным доминированием или чистые. Все это — разные этапы развития фитоценозов пихты белой. Завершающей стадией является формирование смешанных сложных елово-пихтовых (Piceeto—Abietum), буково-пихтовых (Fageto—Abietum) и реже дубово-буково-пихтовых (Querceto—Fageto—Abietum), а также чистых пихтовых (Abietum carpaticum) сообществ.

Итак, *Abies alba* в СССР распространена в основном в Карпатах на площади около 445 тыс. га. Карпатские пихтарники — не стадия развития буковых лесов, а устойчивые естественные формации, сохраняющиеся несмотря на многовековое влияние на них человека.

ЛИТЕРАТУРА

Атрохин В. Г., Калуцкий К. К., Тюриков Ф. Т. Древесные породы мира. Т. 3. В кн.: Древесные породы СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 262 с. — *Генсирук С. А.* Леса Украины. М.: Лесн. пром-сть, 1975. 280 с. — *Голубець М. А.* Темнохвойні ліси. — В кн.: Рослинність УРСР. Ліси УРСР. Київ: Наук. думка, 1971, с. 84—136. — *Голубец М. А.* Ельники Украинских Карпат. Киев: Наук. думка. 1978. 262 с. — *Горошко М. П.* Биоэкологические особенности пихты белой и ее распространение в лесхоззагах Карпат. — В кн.: О законченных научно-исследовательских работах в вузах Украинской ССР, вып. 7. Киев: Вища школа, 1975, с. 20—21. — *Гричук В. П.* Растительность Русской равнины в нижне- и среднечетвертичное время. — Тр. Ин-та геогр., 1950, т. 46, вып. 3, с. 5—203. — *Ильинский А. П.* Растительность советских Карпат. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1945, т. 50, вып. 3—4, с. 85—87. — *Козий Г. В.* Четвертичная история восточно-карпатских лесов: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Львов, 1950. 30 с. — *Колищук В. Г.* Сучасна верхня межа лісу в Українських Карпатах. Київ: Изд-во АН УРСР, 1952. 37 с. — *Кондратюк Е. Н.* Основные этапы истории формирования и развития флоры хвойных на территории Украины. — В кн.: Природная обстановка и фауны прошлого. Вып. 2. Киев: Наук. думка, 1965, с. 124—142. — *Коновалов Н. А., Чернов Н. Н.* Возобновление пихтовых лесов южной тайги Среднего Урала и Предуралья. — Лесн. журн., 1979, № 6, с. 5—7. — *Косец Н. И.* Основные закономерности распределения лесной растительности в Советских Карпатах и Предкарпатье. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 3, с. 317—331. — *Нейштадт М. И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 403 с. — *Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А.* Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1977. 163 с. — *Сочава В. Б.* Темнохвойные леса. — В кн.: Растительный покров СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 139—216. — *Стойко С. М.* Эталоны природы. Львов: Вища школа, 1980. 120 с. — *Шкутко Н. В., Мартинович Б. С.* Пихта белая в Белоруссии. — В кн.: Дендрология и лесоведение. Минск: Наука и техника, 1967, с. 77—78. — *Юркевич И. Д.* Беловежская пуща. — Лесн. хоз-во, 1941, № 5, с. 34—42. — *Gunia S., Kowalski M.* Jodla pospolita (*Abies alba* Mill.) w Puszczy Bialowieskiej. — Sylwan, 1968, N 3, S. 59—66. — *Gostynska-Jakuszewska M.* Atlas rozmiszczenia drzew i krzewow w Polske/ Red. K. Browiera. Warszawa—Poznan, 1972, S. 33—39.

Белоцерковский сельскохозяйственный институт.

Получено 16 III 1984.

УДК 576.312.37 : 582.572.4 (477.87)

Бот. журн., т. 70, № 6

В. В. Кричфалуший, Л. И. Свешникова

СРАВНИТЕЛЬНО-КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *NARCISSUS ANGUSTIFOLIUS* (*AMARYLLIDACEAE*) УКРАИНСКИХ КАРПАТ

V. V. KRICHFALUSHI, L. I. SVESHNIKOVA. A COMPARATIVE-KARYOLOGICAL STUDY OF NATURAL POPULATIONS OF *NARCISSUS ANGUSTIFOLIUS* (*AMARYLLIDACEAE*) OF THE UKRAINIAN KARPATHIANS

Проведено сравнительно-кариологическое исследование 6 природных популяций *Narcissus angustifolius* из предгорного и высокогорного поясов Украинских Карпат. Обнаружены кариологические различия между популяциями из разных поясов по спутничным хромосомам, а также внутри- и межпопуляционная изменчивость по числу дополнительных хромосом ($2n=14+0-4B$). Выявлены некоторые закономерности распределения В-хромосом в пределах ареала *N. angustifolius* в исследуемом районе. Кариологически изучены 6 наиболее ярко морфологически различающихся форм вида, а также 2- и 3-цветковые экземпляры. Показано, что взаимосвязь между кариотипическим полиморфизмом и морфологическими различиями растений в исследованных популяциях *N. angustifolius* отсутствует.

Нарцисс узколистный *Narcissus angustifolius* Curt. — единственный представитель рода *Narcissus* L. естественной флоры СССР. На территории СССР распространение вида ограничено Украинскими Карпатами, где проходит восточная граница его ареала. В этом районе *N. angustifolius* встречается главным образом в предгорном (200—250 м над ур. м.) и высокогорном (1400—1600 м над ур. м.) ландшафтно-географических поясах (рис. 1). Равнинно-предгорная и высокогорная группы популяций вида в значительной степени географически изолированы и находятся в сильно различающихся условиях. Проведенное нами изучение эколого-биологических особенностей *N. angustifolius* на уровне популяций показало, что вид в Украинских Карпатах представлен двумя экологическими расами или экотипами — *N. angustifolius* оес. *praemontanus* Komendar et Kriczfalushij, распространенный в предгорном поясе и отчасти на низменности, и *N. angustifolius* оес. *altimontanus* Komendar et Kriczfalushij — в высокогорном поясе (Комендар, Крічфалушій, 1984).

На протяжении всего ареала *N. angustifolius* наблюдается значительная полиморфность представителей вида по большинству морфологических признаков (Haworth, 1831; Ascherson, Graebner, 1906; Pugsley, 1915; Hegi, 1939; Артюшенко, Харкевич, 1956; Артюшенко, 1970, и др.). Наиболее часто они варьируют по размерам, форме и окраске цветков и коронки, реже — по размерам цветоносов и листьев. Мы исследовали изменчивость естественных популяций *N. angustifolius* в пределах его ареала в Украинских Карпатах. Описано 6 наиболее типичных форм вида, а также 2- и 3-цветковые растения, встречающиеся очень редко.

С кариологической точки зрения, род *Narcissus* изучается сравнительно давно. Различные исследователи установили, что в его эволюции огромную роль играли гибридизация и полиплоидия (Fernandes, 1934, 1942, 1951, 1966a, 1975; Meyer, 1966, и др.), выявлена кариотипическая гетерогенность популяций многих видов, обусловленная анеуплоидией и полиплоидией, а также наличием разного числа В-хромосом (Nagao, 1933, 1935; Sato, 1938; Fernandes, 1942, 1966b, 1968; Wylie, 1952; Maugini, 1953; Kurita, 1955; Weitz, Feinbrun, 1972, и др.).

Впервые число хромосом у некоторых видов рода *Narcissus* подсчитал T. Stomps (1919), а у *N. angustifolius* — L. Geitler (1935). Для популяций нарцисса узколистного из разных участков его ареала определено одинаковое число хромосом ($2n=14$): Германии (Geitler, 1935), Румынии (Tarnavschi, Lungeanu, 1970) и СССР (ХЧЦР [1]). В последней из этих популяций (окрестности

---

[1] Здесь и далее ссылка на сводку «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) дается в виде ХЧЦР.

Рис. 1. *Narcissus angustifolius* в период массового цветения в урочище Киреши, окрестности г. Хуст (заповедник «Долина нарциссов»).

с. Киреши Хустского р-на Закарпатской обл.) В. Г. Гриф (ХЧЦР, 1969) и Л. И. Вахтина (1973) отметили растения с 1—2 В-хромосомами.

В связи с вышеизложенным мы поставили перед собой задачу провести сравнительно-кариологическое исследование природных популяций *N. angustifolius*, кариологически изучить различные его формы, отличающиеся по морфологическим признакам, и по возможности выявить закономерности распределения В-хромосом в пределах ареала этого вида в Украинских Карпатах.

Материал и методика

Для кариологических исследований были взяты 3 высокогорные и 3 предгорные популяции *N. angustifolius*, пространственно и репродуктивно изолированные друг от друга как между поясами, так и в пределах их. Из каждой популяции по принципу случайности отобраны и исследованы 25—30 растений. Кроме того, отдельно изучены 6 наиболее ярко морфологически различающихся форм вида, а также 2- и 3-цветковые экземпляры.

Материал для исследования (свыше 200 луковиц) собирали в Закарпатской обл. УССР в следующих географических пунктах: 1) предгорный пояс — урочища Киреши (заповедник «Долина нарциссов») в окрестностях г. Хуста и Била Млака в окрестностях с. Иза Хустского р-на, урочище Дубровы в окрестностях пос. Буштино Тячевского р-на; 2) высокогорный пояс — гора Апецка (1450 м над ур. м.), гора Подпула (1500 м над ур. м.) и гора Стог (1500 м над ур. м.). Первая вершина относится к полонине Красной, последние две — к Свидовецкому массиву (рис. 2).

Луковицы проращивали в горшках с грунтом в оранжерее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Кончики молодых корешков обрабатывали 0.2 %-ным раствором колхицина 3 ч, фиксировали по Батталья (5 : 1 : 1 : 1) и после гидролиза в 50 %-ной HCl при комнатной температуре

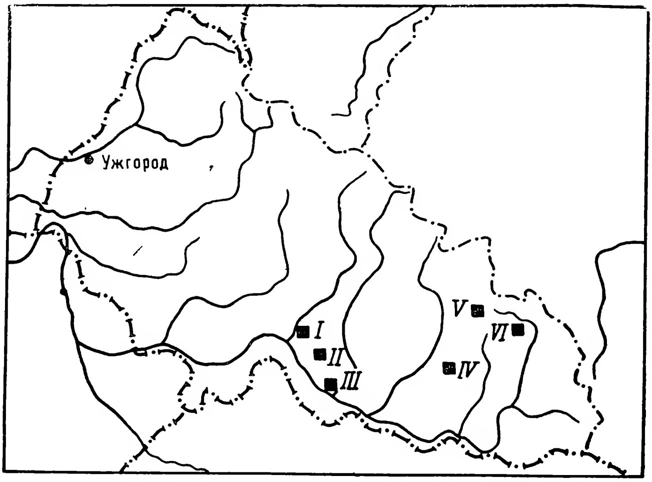


Рис. 2. Местонахождение исследованных популяций *Narcissus angustifolius* в Украинских Карпатах.

I — Била Млака, *II* — Киреши, *III* — Дубровы, *IV* — Апецка, *V* — Подпула, *VI* — Стог.

в течение 20—25 мин окрашивали по Фёльгену; давили в 45 %-ной уксусной кислоте. После проводки препаратов через бутиловый спирт и ксилол заключали их в канадский бальзам.

Хромосомы изучали по микрофотографиям, которые выполнены с помощью микроскопа Ergaval—Zeiss микрофотографическим устройством mf-matic, объектив×100, фотоокуляр К 4 : 1. Средние размеры каждой из хромосом вычисляли по 25—30 промерам. Характеристика и обозначения типов хромосом приведены по схеме, разработанной A. Levan и др. (1964) с дополнениями Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифа (1982). Центромерный индекс I^c определяли как отношение (в процентах) длины короткого плеча S к длине всей хромосомы (S+L) : $I^c = S/(S+L) \cdot 100$ %, где L — длина длинного плеча. Для сравнения кариотипов по степени асимметрии использовали показатель TF (Kapoor, Löve, 1970)

$$\mathrm{TF} = \frac{\text{общая сумма длины коротких плеч}}{\text{общая длина хромосом}} \cdot 100\%.$$

Результаты и их обсуждение

Изучение хромосомного набора *N. angustifolius* из разных популяций выявило наличие внутри вида следующих вариаций кариотипа

$2n = 14 = 2(4SA + 2SM + SM^{st})$ (рис. 3, *а*)
$2n = 14 + B = 2(4SA + 2SM + SM^{st}) + B$ (рис. 3, *б*)
$2n = 14 + 2B = 2(4SA + 2SM + SM^{st}) + 2B$ (рис. 3, *в*)
$2n = 14 + 4B = 2(4SA + 2SM + SM^{st}) + 4B$ (рис. 3, *г*)

Как видно, основные различия по числу хромосом между этими вариантами касаются только наличия и числа В-хромосом. В стандартном диплоидном наборе *N. angustifolius* содержится 4 пары субакроцентрических (SA) и 3 пары субметацентрических (SM) хромосом (I — SA, $I^c=23.7$ %; II — SA, $I^c=22.8$ %; III — SM, $I^c=25.7$ %; IV — SA, $I^c=24.5$ %; V — SM, $I^c=30.2$ %; VI — SA, $I^c=20.2$ %; VII — SM, $I^c=25.8$ %) (рис. 4, табл. 1).

Различия по величине в группе хромосом I—VI выражены нерезко, что отмечает и Вахтина (1973), однако субметацентрические хромосомы V и VII пар идентифицируются хорошо (рис. 4, табл. 1). Хромосомы последней пары являются спутничными. Спутники прикреплены к короткому плечу хромосомы, имеют шарообразную форму. Поскольку диаметр спутника меньше диаметра хромосомы, мы не включали его размеры в суммарную длину соответствующей хромосомы. Наши данные по кариотипу *N. angustifolius* несколько отличаются

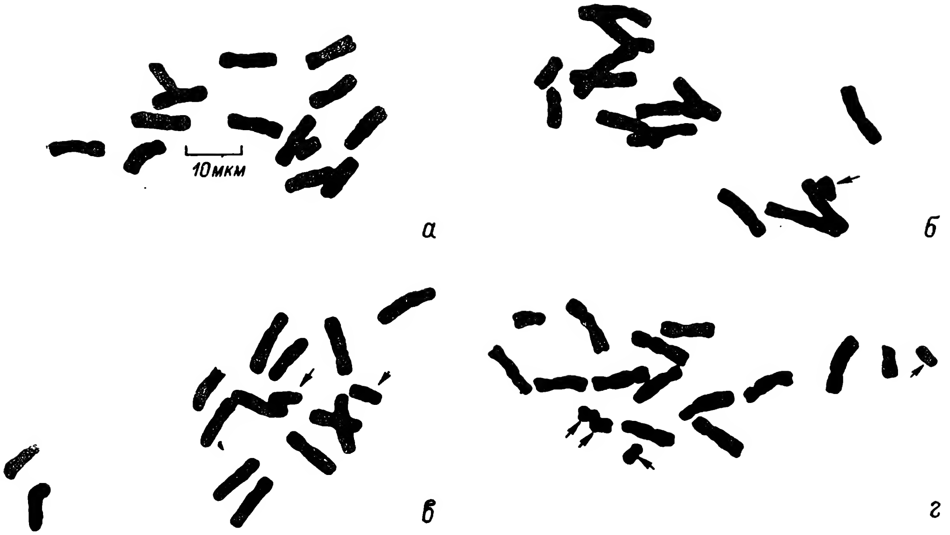


Рис. 3. Микрофотографии метафазных пластинок *Narcissus angustifolius.*

2n: *а* — 14, *б* — 14+B, *в* — 14+2B, *г* — 14+4B.
Стрелками обозначены дополнительные хромосомы.

от данных, полученных Вахтиной (1973), главным образом общей длиной хромосом, что можно объяснить различиями в предварительной обработке материала перед фиксацией.

Согласно Вахтиной (1973), спутники шарообразной формы встречались примерно у 70 % исследованных ею растений из популяции Киреши, остальные были гетероморфны по спутничным хромосомам, т. е. наряду с обычными шарообразными спутниками наблюдались и хромосомы с крупными удлиненными спутниками — до 0.7 мкм. Метафазные пластинки с двумя спутничными хромосомами, имеющими крупные спутники, не встречались. Гетероморфизм спутничных хромосом отмечен и во всех исследованных нами популяциях *N. angustifolius*. Процент встречаемости разных форм спутничных хромосом не вычисляли.

ТАБЛИЦА 1

Размеры хромосом различных экотипов *Narcissus angustifolius*

Хромосомы	*N. angustifolius* oec. *praemontanus*, TF = 24.68 %			*N. angustifolius* oec. *altimontanus*, TF = 24.97 %		
	длина плеч, мкм	общая длина хромосомы, мкм	I^c, %	длина плеч, мкм	общая длина хромосомы, мкм	I^c, %
I	2.8+9.0	11.8	23.7	2.7+9.0	11.7	23.1
II	2.6+8.8	11.4	22.8	2.6+8.7	11.3	23.0
III	2.8+8.1	10.9	25.7	2.9+8.1	11.0	26.4
IV	2.6+8.0	10.6	24.5	2.6+8.0	10.6	24.5
V	3.2+7.4	10.6	30.2	3.3+7.4	10.7	30.8
VI	1.9+7.5	9.4	20.2	1.8+7.4	9.2	19.6
VII	1.6+4.6	6.2	25.8	1.6+4.5	6.1	26.2
B	1.2+3.1	4.3	27.9	1.2+3.1	4.3	27.9

В высокогорных популяциях спутничными были VI и VII пары хромосом (рис. 5), а в предгорных — только VII, т. е. здесь имеют место межпопуляционные различия по ядрышкообразующему локусу хромосом между соответствующими группами популяций *N. angustifolius.*

Полиморфизм ядрышкообразующих хромосом при общей стабильности кариотипа отмечен у многих видов растений (Ved Brat, 1965; Strid, 1969; Дерягин, Иорданский, 1971; Беляева, Ямполь, 1973; Bougourd, Parker, 1976; Малахова,

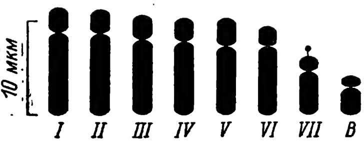


Рис. 4. Идиограмма *Narcissus angustifolius.*

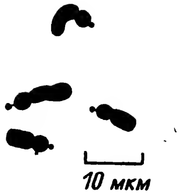


Рис. 5. Спутничные хромосомы *Narcissus angustifolius* oec. *altimontanus.*

1978, 1979, и др.). Так, исследования четырех популяций *Adonis sibiricus* Patr. (2n=16) выявили значительную вариабельность ядрышкообразующего локуса хромосом (Шрагер, Малахова, 1978, 1979). Хромосомы растений как из одной, так и из разных популяций имели спутники, которые сильно различались по размерам: от совсем маленьких до очень крупных, превышающих короткое плечо хромосомы, к которому прикреплен спутник. Эти же исследователи (Малахова и др., 1975; Малахова, 1978, 1979) на примере *Aconitum excelsum* Reichenb. показали межпопуляционные различия по ядрышкообразующему локусу хромосом между горными и равнинными популяциями вида в Западной Сибири. Оказалось, что в горных популяциях число различных сочетаний хромосом со спутниками, а значит и число функционирующих ядрышковых организаторов больше, чем в равнинных и предгорных, что позволяет сделать вывод о более энергичном биосинтезе белка в горных районах, которые являются наиболее гетерогенными по внешним условиям. Таким образом, авторы высказывают предположение об адаптивной роли данного явления, дополняя его затем дальнейшими исследованиями (Малахова и др., 1976; Дуброва и др., 1979).

Полученные нами результаты сравнительно-кариологического изучения хромосомных наборов двух экотипов *N. angustifolius* из популяций Дубровы и Стог показали почти полную их идентичность (табл. 1, рис. 5). Различия заключаются лишь в числе ядрышкообразующих локусов хромосом. В кариотипе предгорной популяции (урочище Дубровы, 250 м над ур. м.) спутничной является VII субметацентрическая пара хромосом, а на горе Стог (1500 м над ур. м.) — VII и VI. Увеличение числа ядрышкообразующих локусов хромосом у высокогорных популяций *N. angustifolius* можно рассматривать, вероятно, как адаптивную реакцию вида на неблагоприятные условия существования, что прежде всего требует повышения биохимической активности организма.

Наличие 1—2 В-хромосом у растений *N. angustifolius* из популяции Кирешi уже отмечалось в литературе (ХЧЦР, 1969; Вахтина, 1973). Наши исследования показали, что дополнительные хромосомы (1—2 В) встречаются во всех шести популяциях, а в одной из них (Дубровы) обнаружены также 4 В-хромосомы. По своему морфологическому строению В-хромосомы *N. angustifolius* относятся к субметацентрическому типу. Это самые мелкие хромосомы кариотипа, их длина равна 4.3 мкм, I^c=27.9 % (табл. 1). Частота встречаемости растений с дополнительными хромосомами в популяциях вида из разных поясов Украинских Карпат сильно различается (рис. 6). Так, в высокогорных популяциях от 4 до 12 % растений с В-хромосомами, а в предгорных — от 36 до 52. Подобное распространение дополнительных хромосом можно объяснить, наверное, зависимостью его от взаимодействия ряда факторов. На наш взгляд, наиболее существенную роль играют здесь географические, исторические и климатические факторы. Анализ ареалов двух экотипов *N. angustifolius* в Украинских Карпатах хорошо подтверждает это предположение. Нарцисс узколистный — типичный среднеевропейский высокогорный вид. Распространен преимущественно в горных системах южной части Западной и Средней Европы от Северной Греции до Французской Юры. В Украинских Карпатах встречается в основном в субальпийском поясе, где отмечены 26 мест его произрастания. В Закарпатской низменности и в предгорье вид имеет островной ареал и сохранился здесь лишь в 5 местообитаниях (Комендар, Крічфалушій, 1984). Таким образом, в исследуемом районе высокогорная и равнинно-предгорная группы популяций *N. angustifolius* географически четко обособлены,

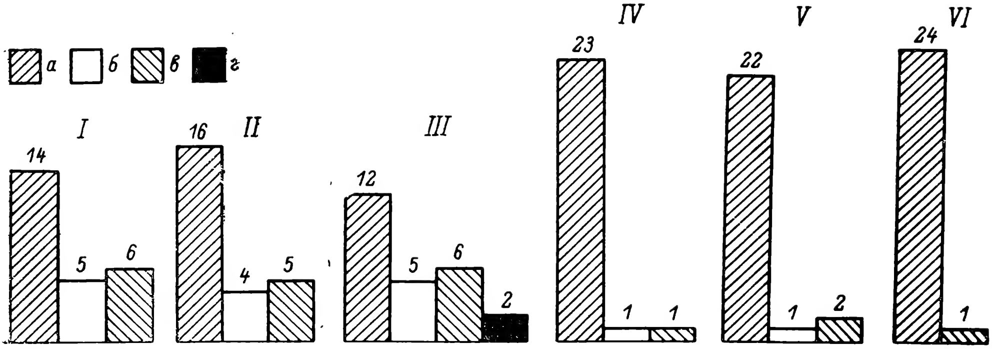


Рис. 6. Частота встречаемости растений с В-хромосомами в различных популяциях *Narcissus angustifolius.*

I — Била Млака, *II* — Киреши, *III* — Дубровы, *IV* — Апецка, *V* — Подпула, *VI* — Стог. *а—г* — то же, что на рис. 3. *Цифры над столбиками* — число растений по данному варианту изменчивости из выборки в 25 растений.

причем центр ареала вида лежит в субальпийском поясе, а равнинные и предгорные популяции являются по существу периферическими изолятами.

Географическое распределение В-хромосом может быть связано также с влиянием всего комплекса климатических условий, существенно различающихся в предгорной и высокогорной областях Украинских Карпат. Судя по ареалу, *N. angustifolius* устойчив и приспособлен к суровым неблагоприятным условиям высокогорья.

И, наконец, немаловажную роль могли сыграть исторические факторы. Как уже отмечалось, *N. angustifolius* по своему происхождению — высокогорный вид. На низменность и в предгорья он мог попасть в четвертичный период, особенно в плейстоцене, когда во время максимального оледенения Восточных Карпат отступившая из гор флора, а также многие мигрировавшие в Среднюю Европу сибирские бореальные виды нашли убежища на Средне-Дунайской низменности, и в частности на равнинах Закарпатья (Маргитай, 1923; Попов, 1949; Фодор, 1974; Kopasz, 1976). В подобных рефугиумах ледникового периода, где и сегодня произрастают некоторые арктические и бореальные виды растений, сохранился и *N. angustifolius.*

Наибольшее число растений с В-хромосомами обнаружено в популяции Дубровы — 13 экземпляров (52 %). Из них пять растений имели одну В-хромосому (20 %), шесть — 2 В-хромосомы (24 %) и два — 4 В-хромосомы (8 %) (рис. 6, *III*). Повышенную по сравнению с другими предгорными популяциями концентрацию дополнительных хромосом в растениях из этого местопроизрастания можно объяснить, по-видимому, влиянием экологических факторов. Поскольку все предгорные популяции расположены в пределах одного пояса, на незначительном удалении друг от друга, то влияние географического и климатического факторов, очевидно, следует исключить. Однако условия мест произрастания этих популяций неодинаковы по характеру почвенного покрова. Так, в урочищах Била Млака и Киреши преобладают дерново-буроземные глеевые почвы, а в урочище Дубровы — бурые лесные оподзоленные глееватые. Как показали наши исследования, эти типы почв различаются между собой по физико-химическим особенностям. Например, мощность гумусного горизонта в почве урочища Дубровы достигает 30 см, а в Кирешах — только от 3 до 10, содержание гумуса составляет 6.5—10.1 и 2.4—4.7 % (в двух верхних горизонтах) соответственно. С фитоценотической точки зрения популяции *N. angustifolius*, произрастающие в этих местообитаниях, также различаются. В урочищах Киреши и Била Млака преобладают луговые ценозы, а в урочище Дубровы нарцисс узколистный встречается на поляне в разреженной дубраве.

Высказанные нами соображения по поводу встречаемости В-хромосом в популяциях *N. angustifolius* являются в некоторой степени лишь предположениями, однако они согласуются с данными других авторов о зависимости распространения дополнительных хромосом от климатических (Fröst, 1958; Fucuda, 1969; Fucuda, Channell, 1975, и др.), географических и исторических (Fröst, 1958; Fucuda, 1969; Fucuda, Channell, 1975; Карташова и др., 1974; Малахова и др., 1976, и др.), а также эдафических факторов (Bosemark, 1956; Hutchinson, 1975, и др.). Очевидно, какой-либо единой закономерности в распространении В-хромосом в естественных популяциях растений нет и у различных видов распространение В-хромосом проявляется по-разному.

Анализируя обширные литературные сведения о встречаемости В-хромосом в популяциях цветковых растений, Л. А. Малахова (1978) пришла к выводу об их адаптивной ценности, т. е. способности увеличивать генетическую вариабельность популяций, что позволяет им лучше приспосабливаться к определенным условиям существования и занимать новые эколого-географические области. Таким образом, повышенная концентрация В-хромосом в предгорных популяциях *N. angustifolius*, вполне возможно, имеет адаптивное значение, поскольку позволила виду занять новые экониши и закрепиться в них после миграции из высокогорья на низменность и в предгорья в ледниковый период.

Взаимосвязи между морфологическими особенностями растений *N. angustifolius* и наличием у них разного числа В-хромосом мы не выявили: дополнительные хромосомы встречались у большинства морфологических форм вида (табл. 2). Следовательно, наши данные подтверждают вывод предыдущих исследователей об отсутствии корреляции между полиморфизмом по числу В-хромосом и фенотипическими особенностями растений (Артюшенко, 1970; Weitz, Feinbrun, 1972; Вахтина, 1973, и др.).

В результате проведенного исследования установлено следующее:

1. Хромосомные наборы двух экотипов нарцисса узколистного в Украинских Карпатах — *N. angustifolius* oec. *praemontanus* и *N. angustifolius* oec. *altimontanus* — различаются между собой по числу ядрышкообразующих локусов хромосом. В первом из них спутничной является VII пара субметацентрических хромосом, а во втором — VI и VII.

2. Характер распределения дополнительных хромосом в пределах ареала вида в Закарпатье неодинаковый. В предгорных популяциях от 36 до 52 % растений с В-хромосомами, а в высокогорных — от 4 до 12 % от общего числа исследованных экземпляров. Подобное распространение дополнительных хромосом можно объяснить, видимо, зависимостью его от взаимодействия ряда факторов: географических, исторических и климатических.

3. Существующие экотипы *N. angustifolius* в Украинских Карпатах, выделенные на основании эколого-биологических особенностей соответствующих групп популяций вида, представляют собой различные расы, между которыми возникли генетические различия вследствие их приспособления к сильно различающимся условиям среды. Поскольку четкая географическая изоляция и различия в условиях обитания этих аллопатрических рас сохраняются, следует ожидать дальнейшую их генетическую дивергенцию, что может привести,

ТАБЛИЦА 2

Числа хромосом различных форм *Narcissus angustifolius*

Морфологическая форма	Популяция	Число исследованных образцов	Число образцов с 2n		
			14	14 + В	14 + 2В
Форма 1	Киреши	5	3	1	1
Форма 2	»	6	6	—	—
Форма 3	»	6	6	—	—
Форма 4	»	8	3	1	4
Форма 5	»	5	5	—	—
Форма 6	»	4	2	2	—
Двухцветковая	Дубровы	4	2	1	1
	Киреши	4	2	2	—
	Апецка	5	3	—	2
	Подпула	6	3	2	1
	Стог	6	5	1	—
Трехцветковая	Била Млака	1	1	—	—
	Стог	3	2	1	—

согласно Л. Меттлеру, Т. Греггу (1972) и Э. Майру (1974), к возникновению новых самостоятельных видов. Сегодня еще нет достаточных оснований для выделения их в отдельные виды.

4. Взаимосвязь между кариотипическим полиморфизмом и морфологическими особенностями растений в исследованных популяциях *N. angustifolius* отсутствует.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. Амариллисовые СССР. Л.: Наука, 1970. 180 с. — *Артюшенко З. Т., Харкевич С. С.* Ранневесенние декоративные растения природной флоры Советских Карпат. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 11, с. 1604—1616. — *Агапова Н. Д., Гриф В. Г.* О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — *Беляева Е. С., Ямполь Г. П.* Гетероморфизм спутничных хромосом и ядрышек у лука *Allium fistulosum* L. — Цитология, 1973, т. 15, № 12, с. 1492—1500. — *Вахтина Л. И.* Кариологическая изменчивость природной популяции *Narcissus angustifolius* Curt. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1367—1370. — *Дерягин Г. В., Иорданский А. Б.* Фенотипическая изменчивость спутничных хромосом. Сообщение I. *Allium cepa* L., *Allium fistulosum* L. и *Allium altaicum* Pall. — Генетика, 1971, т. 7, № 10, с. 13—22. — *Дуброва Н. А., Малахова Л. А., Карташова Н. Н.* Сравнительно-кариологическое исследование двух видов рода *Actaea* L. в Западной Сибири. — В кн.: Черневая тайга и проблема реликтов. Томск: Томск. пед. ин-т, 1979, с. 60—67. — *Карташова Н. Н., Малахова Л. А., Козлова А. А.* Изучение хромосом представителей флоры Приобья. Число хромосом некоторых видов растений Томской области. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1974, № 1, с. 114—119. — *Комендар В. І., Крічфалушій В. В.* Поширення *Narcissus angustifolius* Curt. в Закарпатті та місце виду в системі роду *'Narcissus* L. — Укр. бот. журн., 1984, т. 41, № 4, с. 86—94. — *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с. — *Малахова Л. А.* Популяционная цитогенетика цветковых растений. — В кн.: Общая генетика. Эволюционная и популяционная генетика. Итоги науки и техники. Т. 3. М.: 1978, с. 92—129. — *Малахова Л. А.* Полиморфизм спутничных хромосом *Aconitum excelsum* (*Ranunculaceae*) в горных популяциях Западной Сибири. — Цитология, 1979, т. 21, № 9, с. 1094—1099. — *Малахова Л. А., Козлова А. А., Дуброва Н. А., Карташова Н. Н.* Изучение хромосом дикорастущих растений Приобья. IV. Кариотипы *Cimicifuga foetida*, *Actaea erythrocarpa* и *A. spicata*. — Цитология, 1976, т. 18, № 7, с. 906—909. — *Малахова Л. А., Козлова А. А., Карташова Н. Н.* Изучение хромосом дикорастущих растений Приобья: Полиморфизм спутничных хромосом *Aconitum excelsum*. — Цитология, 1975, т. 17, № 3, с. 348—351. — *Малахова Л. А., Козлова А. А., Карташова Н. Н.* Изучение хромосом дикорастущих растений Приобья. III. Сравнительный анализ кариотипов трех видов борца *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*). — Бот. журн., 1976, т. 61, № 8, с. 1137—1141. — *Маргитай А.* Взносы к флоре Подкарпатской Руси. — Квартальник IV секции, ч. 1. Мукачево, 1923, с. 8—99. — *Меттлер Л., Грегг Т.* Генетика популяций и эволюция. М.: Мир, 1972. 323 с. — *Попов М. Г.* Очерк флоры и растительности Карпат. М.: МОИП, 1949. 303 с. — *Фодор С. С.* Флора Закарпаття. Львов: Изд-во Вища школа, 1974. 207 с. — Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 927 с. — *Шрагер Л. Н., Малахова Л. А.* Особенности кариотипа *Adonis sibirica* из Томской области. — Цитология, 1978, т. 20, № 5, с. 592—596. — *Шрагер Л. Н., Малахова Л. А.* Полиморфизм спутничных хромосом горицвета *Adonis sibirica* нескольких популяций Сибири. — Цитология, 1979, т. 21, № 12, с. 1461—1463. — *Ascherson P., Graebner P.* Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Leipzig: Verl. W. Engelmann, 1906, Bd 3. 934 S. — *Bosemark N.* On accessory chromosomes in *Festuca pratensis*. III. The frequency and geographical distribution of plants with accessory chromosomes. — Hereditas, 1956, vol. 42, N 1—2, p. 189—210. — *Bougourd S., Parker J.* Nucleolar organizer polymorphism in natural populations of *Allium schoenoprasum*. — Chromosoma, 1976, Bd 56, N 3, S. 301—307. — *Fernandes A.* Nouvelles études caryologiques sur le genre *Narcissus* L. — Bol. Soc. Broter., Sér. 2, 1934, t. 9, p. 1—198. — *Fernandes A.* Summary of work on cytology of *Narcissus* L. — Herbertia, 1942, t. 9, p. 126—133. — *Fernandes A.* Sur la phylogénie des espéces du genre *Narcissus* L. — Bol. Soc. Broter., Sér. 2a, 1951, t. 25, p. 113—190. — *Fernandes A.* Nouvelles études caryologiques sur la sect. *Jonguilla* DC. du genre *Narcissus* L. — Bol. Soc. Broter., Sér. 2a, 1966a, t. 40, p. 207—212. — *Fernandes A.* Le problème du *Narcissus tazetta* L. II. Les formes à 20, 30, 31 et 32 chromosomes somatiques. — Bol. Soc. Broter., Sér. 2a, 1966b, t. 40, p. 277—319. — *Fernandes A.* Improvements in the classification of the genus *Narcissus* L. — Plant Life, 1968, vol. 24, N 1—4, p. 51—57. — *Fernandes A.* L'evolution chez le genre *Narcissus* L. — An. Inst. Bot. A. J. Cavanilles, 1975, t. 32, N 2, p. 843—872. — *Fröst S.* The geographical distribution of accessory chromosomes in *Centaurea scabiosa*. — Hereditas, 1958, vol. 44, N 1, p. 75—111. — *Fucuda I.* Chromosome compositions of natural populations in *Trillium ovatum*. — Sci. Rep. Tokyo Woman's Christ. Coll., 1969, N 7—11, p. 110—137. — *Fucuda I., Channell B.* Distribution and evolutionary significance of chromosome variation in *Trillium ovatum*. — Evolution, 1975, vol. 29, N 2, p. 257—266. — *Geitler L.* Beobachtungen über die erste Teilung im Pollenkorn der Angiospermen. — Planta, 1935, Bd 24, Hf 3, S. 361—386. — *Haworth A.* Narcissineärum monographia. London: J. Ridgway, 1831, Ed. 2. 22 p. — *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München, 1939, Bd 2, Aufl. 2. 532 S. — *Hutchinson J.* Selection of B chromosomes in *Secale cereale* and *Lolium perenne*. — Heredity, 1975, vol. 34, N 1, p. 39—52. — *Kapoor B., Löve A.* Chromosomes of Rocky Mountain *Ranunculus*. — Caryologia, 1970, vol. 23, N 4, p. 575—594. — *Kopasz M.* Bátorliget ösláp. — In: Védett természeti értékeink. Budapest: Mezögazdasági Kiadó, 1976, p. 96—98. — *Kurita M.* Cytological studies in *Narcissus*. III. The karyotypes of tri-, tetra-

and aneuploid plants on the basic chromosome number 7. — Mem. Ehime Univ., Sect. 2, Ser. B, 1955, N 2, p. 191—197. — *Levan A.*, *Fredga K.*, *Sandberg A.* Nomenclature for centromeric position on chromosomes. — Hereditas, 1964, vol. 52, N 2, p. 201—220. — *Maugini E.* Citosistematica di alcuni *Narcissus* della flora italiana appartenenti alla sect. *Hermione*. — Caryologia, 1953, vol. 5, N 3, p. 313—341. — *Meyer F.* Narcissus species and wild hybrids. — Amer. Hort. Mag., 1966, vol. 45, N 1, p. 47—76. — *Nagao S.* Number and behaviour of chromosomes in the genus *Narcissus*. — Mem. Col. Sci. Kyoto Imp. Univ., Ser. B, 1933, vol. 8, N 2, p. 81—220. — *Nagao S.* Distribution of chromosomes in pollen grains in certain triploid and hypertriploid *Narcissus* plants. — Japan. J. Genetics, 1935, vol. 11, N 1, p. 1—5. — *Pugsley H.* *Narcissus poeticus* and its allies. — J. Bot., 1915, Suppl. 2, vol. 53, p. 1—44. — *Sato D.* Karyotype alteration and phylogeny. IV. Karyotype in *Amaryllidaceae* with special reference to the Sat-chromosome. — Cytologia, 1938, vol. 9, N 2—3, p. 203—242. — *Stomps T.* Gigas-Mutation mit und ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl. — Zeitschr. Abst. Vererbungslehre, 1919, Bd 21, S. 65—90. — *Strid A.* Variation in the satellite chromosomes of *Nigella doerfleri* (*Ranunculaceae*). — Bot. Not., 1969, Bd 122, N 1, S. 9—19. — *Tarnavschi I.*, *Lungeanu I.* Chromosomenzahlen von einigen in Rumänian wildwachsenden Anthophyten. — Rev. Roum. Biol., Ser. Bot., 1970, Bd 15, N 6, S. 381—383. — *Ved Brat S.* Genetic systems in *Allium*: I. Chromosome variation. — Chromosoma, 1965, Bd 16, N 4, S. 486—499. — *Weitz S.*, *Feinbrun N.* Cytology and systematics of *Narcissus tazetta* L. in Israel. — Isr. J. Bot., 1972, vol. 21, N 1, p. 9—20. — *Wylie A.* The history of the garden narcissi. — Heredity, 1952, vol. 6, N 2, p. 137—156.

Ужгородский государственный университет,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 II 1984.

УДК 581.1 : 612.22 : 581.45 : 581.036.3

Бот. журн., т. 70, № 6

**О. А. Семихатова, Г. Д. Леина,
О. С. Юдина, Т. И. Иванова**

РЕАКЦИЯ ТЕМНОВОГО ГАЗООБМЕНА ЛИСТЬЕВ НА ВЫСОКУЮ ТЕМПЕРАТУРУ

O. A. SEMIKHATOVA, G. D. LEINA, O. S. YUDINA, T. I. IVANOVA.
THE EFFECT OF HIGH TEMPERATURE ON DARK GASEXCHANGE OF LEAVES

Выявлены три типа реакции газообмена листьев на воздействие высокой температуры в зависимости от вида и физиологического состояния растения. У растений первой группы при высокой температуре происходят увеличение начальных величин интенсивности дыхания и его прогрессивное снижение во времени; у растений второй группы вместо снижения наблюдается заметная вспышка интенсивности газообмена при повреждении клеток под действием высокой температуры; у растений третьей группы снижение дыхания во времени при высокой температуре выражено слабо. Даны дополнительные критерии для более точного определения величины критической температуры и зоны оптимума для второй и третьей групп растений. Сделан вывод, что при использовании темнового газообмена в качестве показателя устойчивости к высокой температуре следует четко различать прижизненное дыхание и газообмен клеток с нарушенной внутренней структурой.

В исследование такой важной проблемы, как стойкость растений к экологическому стрессу, в последнее время все чаще вовлекается изучение дыхания. Как процесс, связанный со всем обменом веществ, дыхание является хорошим показателем физиологического состояния растения. Дыхание определяют и при исследовании путей адаптации растений к условиям обитания, в частности к температурным условиям (Wager, 1941; Strain, 1969; Алексеева, 1970; Tieszen, Wieland, 1975; Иванова, Васьковский, 1976; Семихатова и др., 1976; Вознесенский, Юдина, 1983). Однако не у всех растений легко найти основные характеристики температурной зависимости дыхания — величину критической температуры, зону оптимума и температурный коэффициент.

Общие закономерности изменения дыхания под воздействием температуры справедливо считаются прочно установленными. Но в начале исследований температурной зависимости дыхания шла длительная дискуссия о характере кривой, отображающей эту зависимость. [1] Одни авторы считали, что это кривая параболической формы, другие — что кривая имеет плато в области высокой температуры, а третьи — что плато сменяется вторичным подъемом кривой (Kuijper, 1910). F. F. Blackman (1905), внесший важное усовершенствование в методику определения дыхания (систему петтенкоферовских поглотителей CO_2 с последовательным их подключением к камере с листом), начал изучение динамики газообмена в условиях разной температуры. Идущие по его пути авторы — J. Kuijper (1910) и D. Fernandes (1923), работавшие с проростками, L. Eliasson (1959) — с корнями и О. А. Семихатова и Е. И. Денько (1960) — с листьями, показали, что почти все названные формы кривых температурной зависимости дыхания можно получить, варьируя длительность экспозиции объекта в условиях заданной температуры. Разногласия старых авторов (см. Kuijper, 1910) стали считаться примиренными. Однако при вовлечении более широкого круга объектов оказалось, что разным листьям действительно присущ несколько различный ход температурной кривой газообмена при высокой температуре. Вследствие этого при работе с некоторыми растениями возникают трудности определения основных параметров температурной зависимости дыхания. Вместе с тем стандартизация методик определения параметров, по которым ведутся сопоставления различных растений, особенно важна, поэтому целью нашей работы было: 1) описание различий хода газообмена в условиях высокой температуры у растений, 2) разбор методики определения основных характеристик температурной зависимости дыхания — зоны оптимума, температурного коэффициента и критической температуры, которая, с нашей точки зрения (Семихатова и др., 1976), наиболее подходит для сопоставления дыхания различных растений.

---

[1] Даже в учебниках по физиологии растений вплоть до 40-х г.г. XX в. разные авторы приводят различные кривые температурной зависимости дыхания.

Материал и методика

Для решения вопроса о том, какие адаптационные изменения процесса дыхания вызывает обитание растений в различных температурных условиях, мы изучали температурную зависимость дыхания многих видов растений, произрастающих в разных климатических зонах. Ответ на этот вопрос будет дан в специальной статье. В настоящей работе внимание обращено на тот факт, что в каждой зоне изученные растения можно было разделить на несколько групп по характеру реакции их дыхания на повышенную температуру. Чтобы характеризовать эти группы, среди видов, растущих в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова, были выбраны несколько типичных представителей каждой группы и на них проведено более детальное (не только по O_2, но и по CO_2) изучение газообмена: это — *Cardamine pratensis*, *Trollius europaeus*, *Primula elatior*, *Oxyria digyna*.

Дыхание определяли манометрическим методом на аппарате Варбурга. Определения проводили в течение всего вегетационного периода. Температурную кривую снимали при температуре от 5 до 49 °С с шагом в 2—5°. Особое внимание обращали на изменения хода дыхания во время экспозиции при высокой температуре. Интенсивность дыхания при каждой температуре прослеживали в течение 2—5 ч. Пробы брали в троекратной повторности, составляли их из большого числа закончивших рост листьев растений, находящихся в одной фазе развития. Для каждой температуры использовали партию только что срезанных листьев.

Результаты исследования и обсуждение

Из числа исследованных нами объектов примерно у половины обнаружена такая же динамика дыхания листьев при разной температуре, которая была описана ранее (Goodman, Wedding, 1956; Семихатова, Денько, 1960). При относительно низкой и умеренной температуре интенсивность дыхания в течение экспозиции оставалась на одном и том же уровне, при более высокой температуре наблюдали снижение дыхания во времени. Дыхание снижалось тем резче, чем выше была заданная температура (рис. 1). Падение дыхания в течение экспозиции происходило равномерно, лишь с небольшими колебаниями во времени (Kinbacher, Sullivan, 1967). Поскольку первый отсчет показаний манометров

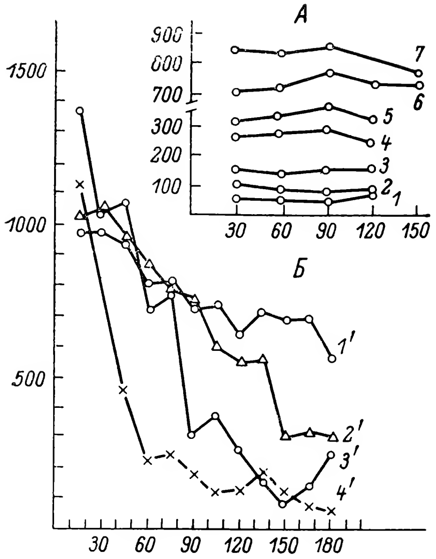


Рис. 1. Изменения интенсивности поглощения кислорода листьями *Primula elatior* в течение экспозиции при разной температуре.

А — умеренные температуры (*T*, °С: *1* — 5, *2* — 10, *3* — 15, *4* — 20, *5* — 25, *6* — 30, *7* — 35); *Б* — высокие температуры (*1'* — 40, *2'* — 43, *3'* — 45, *4'* — 47). *На осях абсцисс* — экспозиция, мин; *на осях ординат* — интенсивность дыхания, мкл O_2/г сыр. массы·ч.

проводили уже после некоторого времени воздействия температуры (15 или 30 мин экспозиции + 10—15 мин, необходимых для достижения объектом заданной температуры), при повышении температуры интенсивность дыхания возрастает лишь до определенного предела, а затем снижается дыхание в первой временно́й точке (рис. 1) при 47° уже ниже, чем при 45°.

Критическая для дыхания температура может быть легко определена по данным рис. 1. Согласно определению (Семихатова, Денько, 1960), критической называется та температура, которая приводит к снижению интенсивности дыхания примерно на 30 %[2] первоначальной величины в течение часовой экспозиции. Для *Primula elatior* (рис. 1) это — 44° (между 43 и 45).

Другой показатель — температурный коэффициент Q_{10} — может быть вычислен по приведенным данным для различной длительности воздействия температуры. Как показано на рис. 2, по мере повышения температуры величина Q_{10} уменьшается, причем более сильное снижение происходит в области высокой температуры. Его величина до 40—45° соответствует правилу Вант-Гоффа, т. е. находится в интервале 1.5—3. Температура, приводящая к сильному снижению Q_{10}, и степень его изменения до этой температуры у разных растений несколько различаются. Если строить кривые изменения Q_{10} с температурой по точкам, соответствующим более длительной экспозиции, наклон получаемых кривых будет больше. При очень коротких экспозициях (возможность регистрировать дыхание при которых дает использование газоанализаторов) заметное снижение величины Q_{10} наблюдается лишь при очень высокой температуре. Помимо длительности экспозиции при заданной температуре, на температурную зависимость величины Q_{10} влияет и стойкость дыхательной системы объекта. Как видно из рис. 2, Q_{10} дыхания *Oxyria digyna* изменяется наиболее резко. Критическая температура дыхания листьев этого растения на 3—5° ниже, чем у двух других видов.

Как уже отмечалось (Семихатова, Денько, 1960; Семихатова, 1968), «классическая» температурная кривая дыхания (на оси абсцисс температура, а не время) еще сильнее зависит от фактора времени: ее форма изменяется при различной длительности воздействия повышенной температуры (рис. 3). По данным рис. 1, используя разные временны́е точки, можно получить кривую, восходящую вплоть до наступления видимых повреждений листа (естественно влекущих за собой резкий спад дыхания — рис. 3, *1*), с плато в некоторой области высокой температуры (рис. 3, *2*), или при более длительном воздействии — кривую с более или менее выраженным перегибом (рис. 3, *3*).

К группе растений, у которых дыхательное поглощение кислорода соответствует тем закономерностям, которые были установлены на проростках *Pisum sativum* (Kuijper, 1910; Fernandes, 1923) и позднее уточнены на листьях *Podophyllum peltatum* и *Ginkgo biloba* (Семихатова и Денько, 1960), относятся, кроме *Primula elatior*, и *Cardamine pratensis*, *Lamium album*, *Betula nana*, *Oxyria digyna*, *Astragalus umbellatus*, *Alopecurus alpinus*, а также (по данным J. Beinhart, 1962) — *Trifolium repens*.

---

[2] Величина, заведомо превышающая двойную величину возможного разброса определений дыхания у параллельных проб.

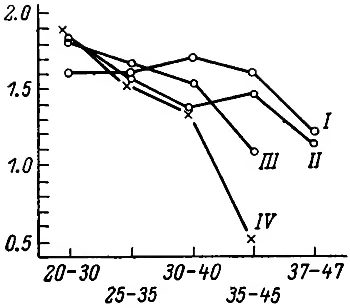


Рис. 2. Изменения величины температурного коэффициента дыхания Q_{10}.

I — *Cardamine pratensis*; *II* — *Primula elatior*; *III*, *IV* — *Oxyria digyna* в разных интервалах температуры и при разной экспозиции, мин (*I*—*III* — 30; *IV* — 120). *На оси абсцисс* — температура, °С; *на оси ординат* — величина Q_{10}.

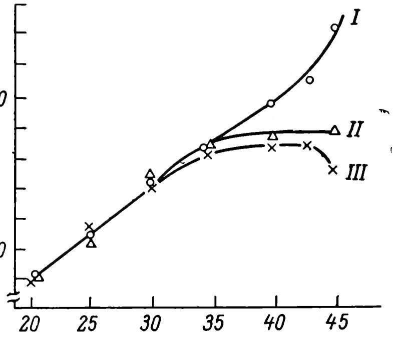


Рис. 3. Температурные кривые дыхания листьев *Primula elatior*, построенные по результатам измерения поглощения кислорода при разной экспозиции, мин (*I* — 30, *II* — 90, *III* — 120).

На оси абсцисс — температура, °С; *на оси ординат* — интенсивность дыхания, мкл O_2/г сыр. массы·час.

Изучение динамики выделения углекислоты при дыхании подтвердило вывод о принципиальном сходстве всех закономерностей изменения O_2- и CO_2-газообмена под влиянием температуры (Fernandes, 1923). Такая же зависимость дыхания от длительности воздействия температуры была получена при определении дыхания не по O_2, а по CO_2 (Вознесенский, Юдина, 1983). Проведенные нами одновременные определения динамики поглощения O_2 и выделения CO_2 у листьев *Cardamine pratensis* показали, что величина дыхательного коэффициента (ДК=CO_2/O_2) остается близкой к единице при коротких экспозициях (15—60 мин) почти до критической температуры. То же было получено и на листьях гороха (Сагатов и др., 1980). В области температуры на 1—3° ниже критической ДК несколько увеличивается, становясь равным 1.2—1.3. При более высокой температуре интенсивность поглощения кислорода снижается в течение экспозиции в большей степени, чем выделение CO_2, так что ДК возрастает и может достигать величины 1.5—1.7. Это значительное повышение ДК наступает тем раньше, чем выше температура (см. таблицу), и сохраняется до тех пор, пока газообмен еще имеет заметную интенсивность. При очень слабом поглощении кислорода, свойственном уже убитым клеткам, ДК вновь становится близким к единице (точность его определения при этом очень невелика). Степень увеличения ДК, температура, его вызывающая, и срок наступления его увеличения при заданной температуре различны у разных объектов и зависят как от стойкости объекта к нагреву, так и от других свойств листьев. Важно отметить, что значительное увеличение ДК связано с уже явным и необратимым повреждением клеток.

Сходство динамики выделения углекислоты и поглощения кислорода в толерантной зоне температуры позволяет характеризовать температурную зависимость дыхания листьев растений этой группы по любому из участвующих в дыхании газов. Следует лишь иметь в виду, что, определяя критическую температуру по ходу выделения CO_2, можно допустить небольшое завышение ее величины.

Исследования показали, что существует многочисленная группа растений, у листьев которых в условиях высокой температуры значительно иной ход газообмена. Во вторую группу входят *Myosotis palustris*, *Trollius europaeus*, *Tanacetum vulgare*, *Achillea millefolium*, *Ranunculus acris*, *Leucanthemum vulgare*, *Nardosmia frigida*, *Polemonium coeruleum* и др. Для этих видов характерно не снижение интенсивности поглощения кислорода под воздействием сильного нагрева, а, наоборот, резкое ее повышение. В области неповреждающей температуры динамика поглощения кислорода не отличается от таковой у описанных выше растений первой группы. Различия появляются в условиях, приводящих к видимому у большинства растений повреждению листьев — потемнению, в некоторых случаях — потере тургора. H. Lundegårdh (1924) отмечал при

Дыхательный коэффициент листьев *Cardamine pratensis* при разной температуре

Экспозиция, мин	Температура, °C				
	25	45	46	47	48
15	—	1.0	1.1	1.1	1.1
30	1.1	1.0	1.0	1.1	1.2
45	—	1.1	1.1	1.2	1.2
60	1.1	1.1	1.1	1.2	1.3
75	—	1.1	1.1	1.3	1.6
90	1.0	1.1	1.1	1.3	1.7
105	—	1.0	1.1	1.5	1.7
120	1.0	1.0	1.1	1.7	1.7
135	—	1.0	1.2	1.6	1.5
150	0.9	1.1	—	1.5	1.4
165	—	1.1	1.3	1.5	1.2
180	0.9	1.1	1.4	1.5	1.3
195	—	1.1	1.5	—	1.2
210	0.9	1.0	1.4	1.3	1.4
225	—	1.1	1.4	1.2	
240	0.9	1.0	1.4	1.3	
255	—	1.1	1.1		
270	0.9	1.2	1.1		

стимуляции поглощения O_2 точечную инфильтрацию листьев *Solanum tuberosum*. Наши микроскопические наблюдения показывают, что в этих условиях протоплазма большинства клеток листьев коагулирована.

Время появления и степень стимуляции поглощения кислорода зависят от температуры (рис. 4). Так у *Trollius europaeus* при 47° ход газообмена в начале опыта ровный, но после 90 мин воздействия этой температуры, когда лист начинает буреть, появляется экстрапоглощение O_2, которое быстро достигает своего максимума и затем падает. При температуре 48° экстрапоглощение O_2 появляется уже после 30 мин нагрева, а при 49° — после 15 мин. Уровень максимума вспышки поглощения кислорода тем выше, чем больше температура. Длительность периода, в течение которого наблюдается это явление, в какой-то мере обратна высоте максимума: чем выше интенсивность поглощения кислорода, тем скорее она падает. Вспышка поглощения кислорода напоминает тот подъем интенсивности газообмена, который наблюдается при добавлении к гомогенату листьев раствора катехола или диоксифенилаланина (Steinmann, 1950).

При описанной динамике температурный коэффициент поглощения кислорода меняется с повышением температуры иначе, чем у растений первой группы: его величина постепенно падает с увеличением температуры, а затем, при появлении вспышки поглощения O_2, резко возрастает (рис. 5). Время и степень его увеличения взаимосвязаны, так как вызванное температурным повреждением клеток усиление поглощения кислорода (как и повреждения, вызванные другими факторами) определяется дозой воздействия.

Критическую температуру дыхания растений второй группы не удается найти, руководствуясь только теми критериями, которые были предложены в 1960 г. Для этих растений выбор критической температуры надо основывать на соотношении величин поглощения O_2 при разной температуре в первые моменты опыта и на характере динамики этого процесса. Ввиду важности критической температуры как показателя температурной зависимости дыхания разберем подробнее эти дополнительные критерии.

Интенсивность дыхания в первый момент опыта при какой-нибудь высокой температуре, например 48°, может быть выше — иногда значительно — или ниже наблюдавшейся при предыдущей температуре, например при 45 или 47° (рис. 6, *А*, *Б*). И то, и другое значит, что точка критической температуры уже пройдена, что она ниже 48°, так как в обоих примерах при 48° возникает вспышка поглощения кислорода — явление связанное с глубоким повреждением клеток,

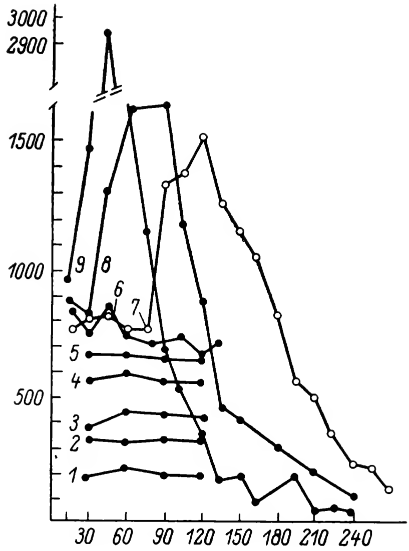


Рис. 4. Изменения интенсивности поглощения кислорода листьями *Trollius europaeus* в течение экспозиции при разной температуре.

Обозначения осей те же, что на рис. 1, *T*, °С: *1* — 20, *2* — 25, *3* — 30, *4* — 35, *5* — 40, *6* — 45, *7* — 47, *8* — 48, *9* — 49.

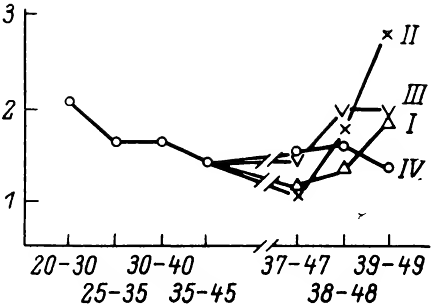


Рис. 5. Изменения величины температурного коэффициента Q_{10} у *Trollius europaeus* в разных интервалах температуры при разной длительности экспозиции (мин).

I — 30, *II* — 60, *III* — 120, *IV* — 180; обозначения осей те же, что на рис. 2.

тогда как критическая температура характеризует дыхание живых клеток. Если при более низкой температуре (46 или 47°) наблюдался ровный или с некоторым снижением во времени ход поглощения кислорода в течение по крайней мере часа [3], то эту температуру можно считать критической (на рис. 6, *А* — 46—47, *Б* — 45—46°).

Иной случай приведен на рис. 4. Динамика поглощения кислорода показывает, что у *T. europaeus* критическая температура равна 46—47°. Когда динамика газообмена не прослежена, можно воспользоваться данными по температурной зависимости величины Q_{10}, вычисленной по интенсивности дыхания 1-часовой экспозиции. Критической для дыхания будет высокая температура, еще не вызывающая связанного с экстрапоглощением O_2 возрастания величины Q_{10}.

Таким образом, критическая температура всегда ниже той, которая при экспозиции, короче или равной 1 ч, вызывает вспышку поглощения кислорода.

Если для растений, для которых характерна стимуляция поглощения кислорода, построить кривую температурной зависимости O_2-газообмена (на оси абсцисс — температура), опираясь на разные временные точки, то получаются графики разной формы (рис. 7, *А*, *Б*). По первым точкам — 30 или 60 мин — это кривая с возрастающей крутизной подъема в области высокой температуры. Такой формы температурную кривую приводит Lundegårdh (1924). При большей экспозиции температурная кривая получается с плато или с перегибом и более или менее резким падением ее правой ветви.

Если сравнить рис. 7, *Б* и рис. 3, то видны отличия реакции дыхания растений второй группы на высокую температуру: во-первых, резкий подъем интенсивности поглощения кислорода при коротких экспозициях у них происходит уже после выхода температурной кривой на некоторое плато или даже после максимума на этой кривой; во-вторых, перегиб температурной кривой при длительных экспозициях лежит в области очень высокой температуры. Поскольку признаки глубокого повреждения клеток не у всех растений ярко выражены (а иногда исследователи уделяют им недостаточное внимание), при определении

---

[3] В определение критической температуры входит экспозиция, равная 1 ч.

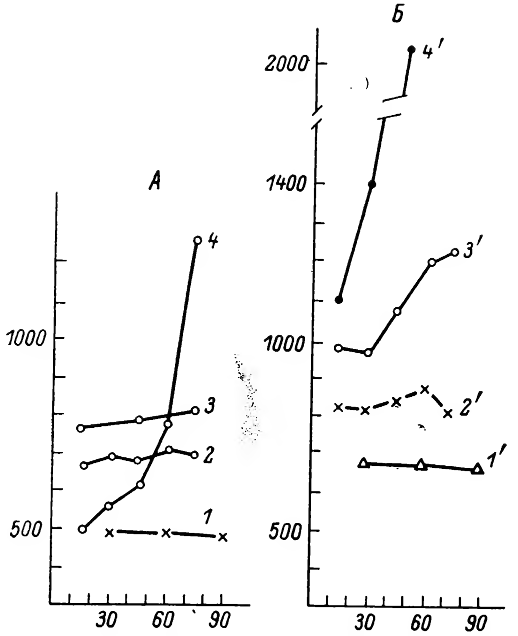


Рис. 6. Примеры разных соотношений интенсивности поглощения кислорода в начальный момент опыта под влиянием высокой температуры.

А — *Ranunculus acris*, опыт 17 августа; *Б* — *Trollius europaeus*, опыт 29 июня. Обозначения осей те же, что на рис. 1. *Т*, °С. *А*: *1* — 40, *2* — 45, *3* — 47, *4* — 48, *Б*: *1′* — 35; *2′* — *4′* — то же, что на *А*.

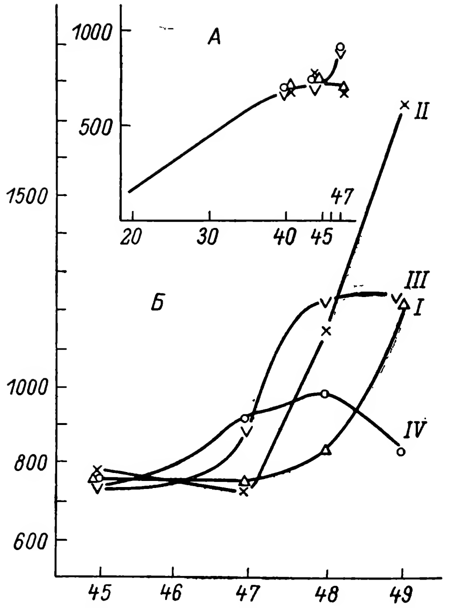


Рис. 7. Температурные кривые дыхания листьев *Trollius europaeus*, построенные по результатам измерения поглощения кислорода при разной экспозиции (мин).

Температуры, °С: *А* — от 20 до 47, *Б* — от 45 до 49. *I* — 30, *II* — 60, *III* — 120, *IV* — 180 мин. Обозначения осей те же, что на рис. 3.

оптимума для дыхания объекта следует анализировать всю температурную кривую от области комнатной до высоких температур, чтобы не остановить свой выбор на «кажущемся оптимуме» при очень высокой температуре.

Изучение CO_2-газообмена у растений, отличающихся стимуляцией поглощения O_2 при сильном нагреве, показало, что у них, так же как у растений первой группы, ДК начинает несколько превышать единицу при температуре, близкой к критической. В условиях более сильного нагрева, когда появляется стимуляция поглощения кислорода, ДК падает до 0.4—0.5 и вновь достигает единицы только тогда, когда интенсивность газообмена имеет ничтожную величину. Такие же изменения ДК были описаны для растений этой группы ранее (Семихатова и др., 1963). Падение величины ДК при сильном нагреве может быть вызвано тем, что при вспышке поглощения O_2 нет соответствующей стимуляции выделения CO_2 или она слабее выражена. Опыты показали, что растения в пределах данной группы несколько различаются в этом отношении. Так, у *Ranunculus acris* при температуре 46—47°, уже вызывающей экстрапоглощение O_2, выделение CO_2 имеет еще ровный ход и только при более сильном нагреве наблюдается стимуляция не только O_2-, но и CO_2-газообмена. У *Trollius europaeus* и *Myosotis palustris* усиление выделения углекислоты происходило при всех тех температурах, которые вызывали стимуляцию поглощения кислорода, но количественно стимуляция выделения CO_2 выражена слабее. Кроме того, она сдвинута во времени по отношению к изменениям O_2-газообмена. Так, из рис. 8 видно, что экстравыделение CO_2 начинается при более длительной экспозиции, чем та, которая уже вызывает резкий подъем поглощения кислорода. Из этих сопоставлений следует, что у второй группы растений определение критической температуры дыхания по углекислотному газообмену грозит завышением величины этого показателя.

Третья группа растений, которую можно выделить на основании реакции дыхания на высокую температуру, характеризуется тем, что даже при большой дозе воздействия у этих растений нет (или почти нет) спада интенсивности поглощения

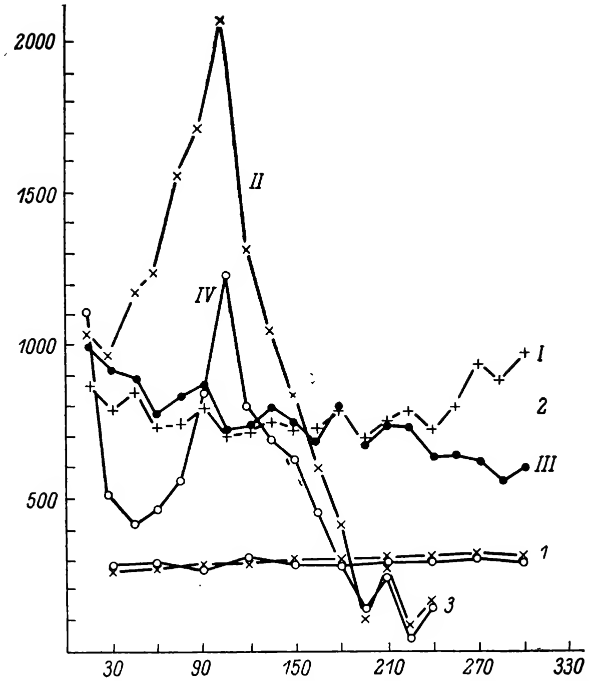


Рис. 8. Динамика поглощения кислорода (*I*, *II*) и выделения углекислоты (*III*, *IV*) листьями *Trollius europaeus* при температурах 25 (*1*), 45 (*2*) и 47° (*3*).

Обозначения осей те же, что на рис. 1.

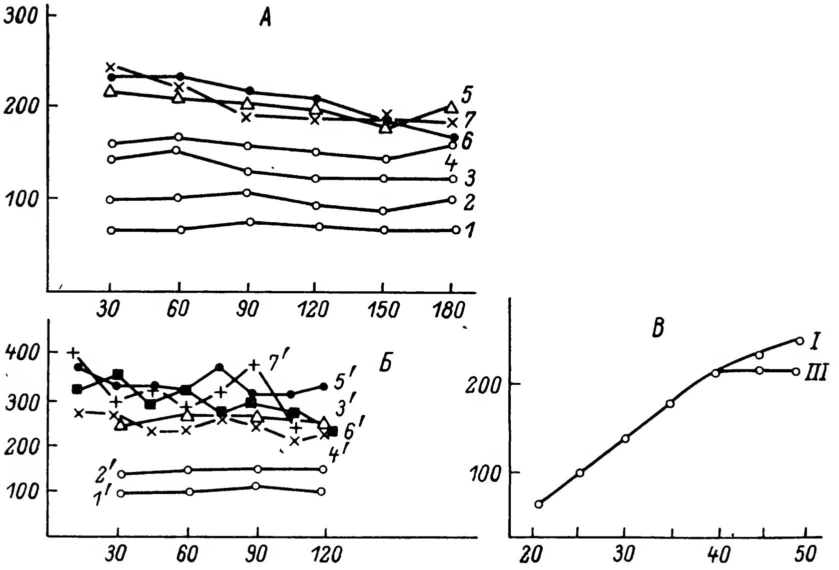


Рис. 9. Изменения интенсивности поглощения кислорода листьями *Rhodiola rosea* (*А*) и *Ranunculus auricomus* (*Б*); *В* — то же, что на рис. 7, *Б* для *Rhodiola rosea*.

На оси абсцисс (для *А* и *Б*) — то же, что на рис. 1; для *В* — температура, °С; *на оси ординат* (для *А* — *В*) — то же, что на рис. 1. *Т*, °С. *А*: *1* — 20, *2* — 25, *3* — 30, *4* — 35, *5* — 40, *6* — 45, *7* — 48; *Б*: *1'* — 20, *2'* — 25, *3'* — 35, *4'* — 40, *5'* — 45, *6'* — 47, *7'* — 48.

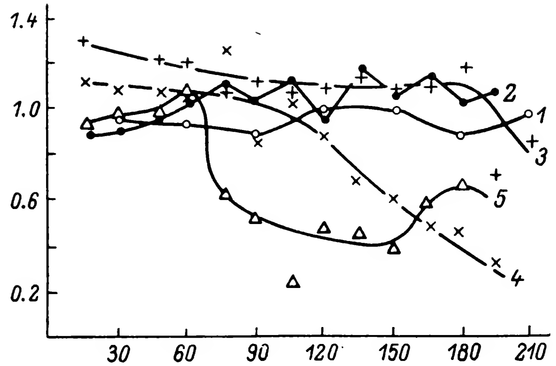


Рис. 10. Динамика дыхательного коэффициента у *Ranunculus auricomus* при разной температуре, °С.

1 — 25, *2* — 46, *3* — 47, *4* — 48, *5* — 49. *На оси абсцисс* — экспозиция, мин; *на оси ординат* — величины Q_{10}.

кислорода. В эту группу входят *Ranunculus auricomus*, *Rhodiola rosea*, из арктических растений — *Claytonia arctica*, *Oxytropis tschuktschorusm*, из пустынных (Алексеева, 1970) — *Salsola orientalis* и *Calligonum aphyllum*.

Из рис. 9, *А*, *Б* видно, что повышение температуры до 40° приводит лишь к очень слабому увеличению интенсивности дыхания листьев *Rhodiola rosea* и *Ranunculus auricomus*, при этом удлинение экспозиции при высокой температуре не вызывает существенного снижения дыхания. Лишь нагрев, который уже убивает клетки листьев, приводит к резкому снижению поглощения кислорода. При такой динамике дыхания трудно установить критическую температуру. Как мы предлагали ранее (Семихатова и др., 1976), критической в данном случае следует считать ту высокую температуру, которая уже не усиливает дыхания даже в первые моменты опыта. Так, для изображенных на рис. 9, *А*, *Б* объектов критическая температура дыхания равна примерно 48°.

Изменения температурного коэффициента у растений третьей группы при коротких экспозициях такие же, как и у растений первой группы, однако при более длительной экспозиции уменьшение величины Q_{10} с повышением температуры почти не наблюдается, так как интенсивность поглощения кислорода снижается незначительно.

Температурная кривая дыхания растений этой группы в области высокой температуры имеет плато или слабо намечающийся перегиб (рис. 9, *В*). Как уже указывалось, подобную температурную кривую можно получить и для растений первой группы, подобрав соответствующую экспозицию при высокой температуре. Для растений третьей группы такая форма кривой характерна при любой экспозиции в пределах тех длительностей, которые обычно применяются при определении дыхания у срезанных листьев.

Процесс выделения CO_2 у растений третьей группы имеет примерно такую же температурную зависимость, как и у растений второй группы. Сходство динамики выделения CO_2 и O_2 сохраняется до критической температуры, затем интенсивность CO_2-газообмена резко падает. Дыхательный коэффициент, равный единице при 25°, несколько повышается при высокой, близкой к критической температуре, затем снижается до 0.6—0.4, причем это снижение происходит тем раньше и тем резче, чем выше воздействующая температура (рис. 10).

Теперь, когда описаны основные группы растений, различающиеся по динамике газообмена в условиях высокой температуры, возникает вопрос: насколько четки границы между ними? Имеющийся материал свидетельствует, что наряду с яркими представителями в каждой группе есть растения промежуточного характера. Так, у ряда видов, например *Plantago major*, *Lagotis minor*, есть вспышка поглощения O_2, но она мала по интенсивности. Это промежуточные формы между первой и второй группами. Встречаются растения, у которых слабо выражено падение интенсивности поглощения кислорода при продлении экспозиции в условиях высокой температуры. Это промежуточные формы между первой и третьей группами. Более того, в течение вегетации может измениться степень выраженности признаков, характерных для каждого типа газообмена. Например, для *Ranunculius auricomus* у молодых стеблевых листьев в мае наблюдается характер газообмена, присущий первой группе, а в более поздние сроки вегетации — это ярко выраженное растение третьей группы. У *Trollus europaeus* в мае обнаруживалось лишь слабое экстрапоглощение кислорода при повреждении клеток листьев нагревом, но в течение вегета-

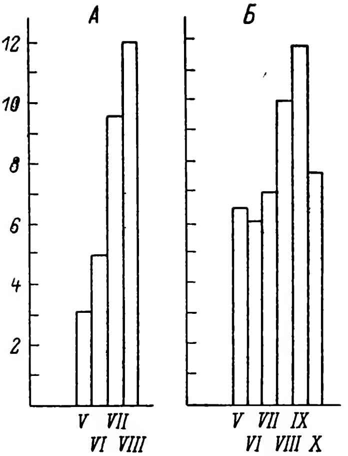


Рис. 11. Изменения в течение вегетационного периода интенсивности экстрапоглощения кислорода, вызванные повреждением клеток листьев под воздействием высокой температуры у *Trollius europaeus* (*А*) и *Ranunculus acris* (*Б*).

На оси ординат — отношение максимальных величин поглощения кислорода при высокой температуре (47—49°) к интенсивности поглощения кислорода при 20°; *V—X* — месяцы.

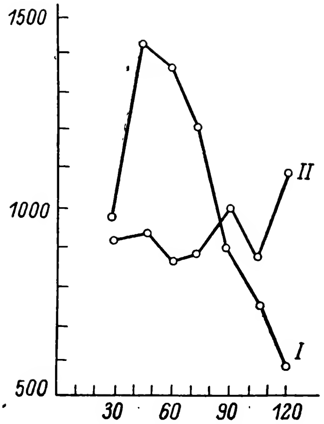


Рис. 12. Динамика поглощения кислорода листьями *Trollius europaeus* при 47°, наблюдаемая в начале и в конце периода вегетации (*I* — 25 мая, *II* — 20 июля).

Обозначения осей те же, что на рис. 1.

ции это явление усиливалось. То же происходило и у *Ranunculus acris* (рис. 11, *А*, *Б*).

Рассматривая вегетационные изменения типа реакции дыхания на высокую температуру, следует отметить возможность «ложного», или кажущегося, изменения. Из рис. 12 видно, что у *Trollius europaeus* в июле при 47° в течение 2 ч нет резкого возрастания поглощения O_2, тогда как в конце мая оно ясно выражено. Однако изменения характера реакции на высокую температуру здесь нет, а имеет место увеличение теплоустойчивости дыхательной системы листьев, вследствие чего температура, в мае сильно их повреждающая, в июле практически не вызывает повреждения листьев в течение почти 2-часового воздействия. Подъем интенсивности поглощения кислорода, происходящий в июле в конце экспозиции означает начинающуюся стимуляцию поглощения O_2, что подтвердили определения, проведенные при более высокой температуре.

Заключение

Исследование дыхания большого числа растений (30 видов) позволило выявить разнообразие реакции газообмена листьев на воздействие высокой температуры в зависимости от вида и физиологического состояния растения. Помимо объектов, листьям которых присущи обычные изменения интенсивности дыхания при высокой температуре — увеличение его начальных величин и прогрессивное снижение во времени (первая группа, см. рис. 1), имеются растения, у которых снижение дыхания во времени слабо выражено (третья группа, см. рис. 9, *А*) или даже заменено — при более высокой температуре — новой вспышкой интенсивности газообмена (вторая группа, см. рис. 4). Для определения величины критической температуры (и зоны оптимума) у листьев растений второй группы нужны дополнительные критерии к тем, которые были даны для первой группы растений (Семихатова, Денько, 1960). Для третьей группы — это соотношение интенсивностей газообмена в начальные моменты опыта: критической является та максимальная температура, которая еще приводит к повышению дыхания. Для второй группы — это максимальная температура, которая при экспозиции в 1 ч не вызывает резкой стимуляции газообмена.

Исследование температурной зависимости выделения CO_2 у различных растений показало, что при определении критической температуры на основании динамики CO_2-газообмена возможно завышение величины искомого показателя.

Это завышение несущественно для первой и третьей групп растений и может быть значительным у листьев растений второй группы.

Используя темновой газообмен как показатель устойчивости листьев к высокой температуре, надо четко различать прижизненное дыхание и газообмен клеток с нарушенной внутренней структурой. Критическая температура — это показатель, характеризующий дыхание, в то время как экстрапоглощение кислорода и выделение углекислоты представляют собой явления «посмертного» газообмена коагулированной протоплазмы. Для определения величин, характеризующих температурную зависимость именно дыхания, необходимо прослеживать динамику газообмена при нескольких значениях высокой температуры.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Л. Н. Критические температуры дыхания у некоторых видов растений юго-западного Кызылкума. — В кн.: Структурные и функциональные особенности полезных дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1970, с. 121—135. — *Вознесенский В. Л.*, *Юдина О. С.* Температурная зависимость дыхания длительновегетирующих растений пустыни Каракум. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1550—1556. — *Иванова Т. И.*, *Васьковский М. Д.* О дыхании арктических растений. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 3, с. 324—331. — *Сагатов З. С.*, *Юдина О. С.*, *Жолкевич В. Н.* Влияние высоких температур на дыхательный газообмен и сопряженность окисления с фосфорилированием у *Pisum sativum.* — Физиол. раст., 1980, т. 27, № 2, с. 241—249. — *Семихатова О. А.* Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 8, с. 1069—1084. — *Семихатова О. А.*, *Денько Е. И.* О воздействии температуры на дыхание листьев растений. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. IV, 1960, вып. 14, с. 112—137. — *Семихатова О. А.*, *Денько Е. И.*, *Леина Г. Д.* Дыхательный коэффициент и превращения дыхательного материала в условиях различной температуры. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. IV, 1963, вып. 16, с. 178—193. — *Семихатова О. А.*, *Иванова Т. И.*, *Леина Г. Д.*, *Васьковский М. Д.* Воздействие температуры на дыхание растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 6, с. 848—858. — *Blackman F. F.* Optima and limiting factors. — An. Bot., 1905, vol. 19, p. 281—295. — *Beinhart J.* Effect of temperature and light intensity on CO_2 uptake, respiration and growth of white clover. — Plant Physiol., 1962, vol. 37, N 6, p. 709—716. — *Fernandes D.* Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von *Pisum sativum.* — Rec. Trav. Bot. Neerland., 1923, vol. 20, p. 107—256. — *Eliasson L.* Effect of dinitrophenol and glucose on oxygen uptake of wheat root tissue. — Physiol. Plant., 1959, vol. 12, N 3, p. 551—558. — *Goodman V. H.*, *Wedding R. T.* The influence of temperature on the respiration of cotton leaf-discs. — Plant Physiol., 1956, vol. 31, N 4, p. 275—278. — *Hartgerink A. P.*, *Mayo J. M.* Controlled-environment studies on net assimilation and water relations of *Dryas integrifolia.* — Canad. J. Bot., 1976, vol. 54, N 16, p. 1884—1895. — *Kinbacher E. J.*, *Sullivan Ch. I.* Effect of high temperature on the respiration rate of *Phaseolus* sp. — Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1967, vol. 90, p. 163—168. — *Kuijper J.* Über den Einfluss der Temperature auf die Atmung der höheren Pflanzen. — Rec. Trav. Bot. Neerland., 1910, vol. 7, p. 131—240. — *Lundegårdh H.* Der Temperaturfaktor bei Kohlensäureassimilation und Atmung. — Biochem. Zeitschr., 1924, Bd 154, Hf 3, S. 155—234. — *Steinmann E.* Über die Oxydationsvorgänge im lebenden und getrockneten Kleeblatt. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1950, Bd 69, S. 433—466. — *Strain B. R.* Seasonal adaptations in photosynthesis and respiration in four desert shrubs growing in situ. — Ecology, 1969, vol. 50, N 3, p. 370—376. — *Tieszen L. L.*, *Wieland N. K.* Physiological ecology of arctic and alpine photosynthesis and respiration. — In: Physiological adaptation to the environment. N. Y.: Intext Publ. Group, 1975, p. 157—200. — *Wager H. G.* On the respiration and carbon assimilation rates of some arctic plants as related to temperature. — New Phytol., 1941, vol. 40, N 1, p. 1—19.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 II 1984.

УДК 581.526.4 (571.64)

Бот. журн., т. 70, № 6

Г. А. Белая

НЕКОТОРЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНОГО РЕЖИМА КРУПНОТРАВЬЯ ОСТРОВА САХАЛИН

G. A. BELAYA. SOME CHARACTERISTICS OF WATER RELATIONS IN LARGE HERB STANDS FROM THE SAKHALIN ISLAND

Приведены результаты изучения водного дефицита (ВД), скорости потери воды, сосущей силы (СС) и осмотического давления (ОД) листьев у представителей сахалинского крупнотравья, произрастающих в различных по водообеспеченности местообитаниях в разные по климатическим показателям годы. *Petasites amplus* и *Filipendula kamtschatica* — самые требовательные из изученных растений к условиям увлажнения. *Senecio cannabifolius* труднее всех отдает воду, он способен восстанавливать тургор при потере половины своего первоначального веса. *Polygonum sachalinense* занимает промежуточное положение.

Травянистая растительность прибрежных районов Дальнего Востока представлена высокопродуктивными сообществами крупнотравья, состоящего из многолетников. На советском Дальнем Востоке подобные группировки распространены на Камчатке, Сахалине, Командорских и Курильских островах. Сахалинское крупнотравье по сравнению с сообществами перечисленных районов богаче по видовому составу, сами растения выше, побеги их крупнее, соответственно высока его биологическая продуктивность.

Исследования проводили в юго-западной части о. Сахалин в 1974—1976 гг. Реакцию растений на разный уровень водоснабжения изучали в сухой 1974 г. (за период активной вегетации — май—август — сумма осадков была в 2 раза меньше средней многолетней) и умеренно влажный 1975 г. (количество осадков близко к средним многолетним) на двух крайних в гидротермическом отношении участках: пойма и надпойменная терраса. Пойма характеризуется высокой влажностью корнеобитаемого слоя почвы в разные по погодным условиям годы. На участке надпойменной террасы наблюдали значительное снижение влаги в почве в июне и августе.

В условиях поймы на Сахалине доминируют *Filipendula kamtschatica* (Pall.) Maxim.[1], *Senecio cannabifolius* Less., *Polygonum sachalinense* F. Schmidt, *Petasites amplus* Kitam. Кроме того, в состав ценозов входят *Heracleum dulce* Fisch, *Cacalia robusta* Tolm., *Anthriscus aemula* (Woron.) Schischk., *Angelica ursina* (Rupr.) Regel et Schmalh., *Urtica platyphylla* Wedd., *Lysichiton camtschatcense* (L.) Schott, *Aconitum fischeri* Reichb., *Cirsium kamtschaticum* Ledeb. и др. Индексы листовой поверхности сообществ Polygonum sachalinense, определенные В. Л. Морозовым (1978), составили 18—21 $м^2/м^2$. На сухих надпойменных террасах доминируют *Filipendula kamtschatica*, *Polygonum sachalinense*, *P. weyrichii* F. Schmidt, *Senecio cannabifolius*, *Angelica ursina*. Кроме доминантов, здесь отмечены *Anthriscus aemula*, *Angelica gmelinii* (DC.) M. Pimen., *Heracleum dulce*, *Aralia schmidtii* Pojark., *Aruncus kamtschaticus* Rydb., *Petasites amplus*, *Cardiocrinum glehnii* (Fr. Schmidt) Makino, *Urtica platyphylla* и др.

На пойме при оптимальном водоснабжении ценозы монодоминантные, с ухудшением водоснабжения они становятся полидоминантными. В условиях надпойменной террасы ценозы по флористическому составу богаче, индексы листовой поверхности ниже, чем в пойме. Так, у ценозов Polygonum sachalinense они составляют 10—16 $м^2/м^2$ (Морозов, 1978). Высота травостоев на Сахалине в оптимальных условиях водоснабжения достигает 4.5 м. По средним многолетним данным наиболее высокой продуктивностью на Сахалине характеризуются травостои *Polygonum sachalinense* — 622 ц/га общей и 272 ц/га абс. сух. веса надземной фитомассы (у сообществ Filipendula kamtschatica соответственно — 470 и 186). На надпойменной террасе продуктивность крупнотравья с доминированием *Polygonum sachalinense* составляла соответственно 399 и 148, у ценозов с преобладанием *Filipendula kamtschatica* — 303 и 60 (Морозов, 1979).

Объектами исследований были избраны характерные представители сахалинского крупнотравья — *Filipendula kamtschatica*, *Polygonum sachalinense*, *P. weyrichii*, *Senecio cannabifolius*, *Angelica ursina*, *A. gmelinii*, *Petasites amplus*, *Cirsium kamtschaticum*, *Lysichiton camtschatcense*, *Aralia schmidtii*, *Cacalia robusta*, *Anthriscus aemula*, *Symplocarpus foetidus*, *Urtica platyphylla*. При определении скорости потери воды листьями дополнительно были включены *Acconitum fischerii*, *Pleurospermum camtschaticum* Hoffm., *Heracleum dulce*.

Величины ВД измеряли по методу J. Čatský (1960) с момента исчезновения росы (9—10 ч) и до 19—20 ч через каждые 2 ч в основные фазы развития растений. СС листьев изучали с помощью метода В. С. Шардакова (1953), ОД — рефрактометрическим методом (Гусев, 1960). Последние два показателя определяли в полуденные часы.

---

[1] Названия видов растений даны по «Определителю высших растений Сахалина и Курильских островов» (1974).

Для получения представления о способности растений удерживать воду в процессе завядания определяли скорость потери водного запаса срезанными листьями (в 3—5-кратной повторности). Объектами исследований были 17 представителей крупнотравья, срезанные листья которых помещали черешками в сосуды с водой для донасыщения (с целью выравнивания оводненности). Опыт проводили при температуре 18—19 °С и относительной влажности воздуха 78—82 %. После первого взвешивания листья раскладывали для подсушивания и взвешивали через каждые 30 мин в течение 11 ч, затем спустя 22, 32, 36, 56, 82 и 120 ч. При взвешивании отмечали состояние листьев: начало потери тургора, неполная или полная потеря тургора, тургесцентность жилок листа и т. д. После отдачи некоторого количества воды (через 22 ч от начала опыта, когда листья потеряли от 18 до 50 % воды) $^1/_3$ опытных листьев помещали черешками в сосуды с водой и ставили во влажную камеру для насыщения. Остальные листья продолжали подсушивать и периодически взвешивать. Критерием восстановления жизнедеятельности после подсушивания были способность листа поглощать то количество воды, которое было потеряно в процессе подсушивания, а также размеры площади некротических пятен на листе.

Некоторые исследователи для ксерофитов приводят очень большие значения ВД — 60 % и более, однако, как показали В. М. Свешникова и Н. И. Бобровская (1969), в сухих и опустыненных степях Центрального Казахстана основные ценозообразователи в природных условиях имеют полуденный ВД от 14 до 25 %.

Для некоторых мезофитов приводятся следующие цифры ВД: для луговых растений Памира — 7—17 % (Свешникова, 1962), травянистых растений Центрального Кавказа — 8—32 % (Нахуцришвили, 1971), для луговых растений Ленинградской обл. значения ВД достигали 36 % (Алексеенко, 1976). В засушливые периоды летневегетирующие виды лесостепной дубравы «Лес на Ворскле» обнаруживают значительный ВД (23—40 % — Горышина, Самсонова, 1966). На Камчатке ВД у *Filipendula kamtschatica* достигал 39, у *Senecio cannabifolius* — 48 %. При последних значениях этого показателя мы наблюдали гибель крупнотравья (Белая, 1978).

В целом ВД у сахалинских растений невысокий, его максимальные величины в 1.5—2 раза ниже, чем у тех же видов на Камчатке, и близки к найденным для травянистых растений Центрального Кавказа. Разница в наибольших значениях ВД, отмеченных на обоих участках, несущественна (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Максимальные величины водного дефицита в листьях растений поймы в разные по увлажнению годы

Вид	1974 г.		1975 г.	
	дефицит	дата	дефицит	дата
Filipendula kamtschatica				
опушенная форма	23	22 VII	23	1 VIII
неопушенная форма	21	22 VII	26	1 VIII
Senecio cannabifolius	17	25 VIII	25	1 IX
Petasites amplus	27	22 VII	32	1 VIII
Angelica ursina	15	22 VIII	23	1 IX
Polygonum sachalinense	11	25 VIII	23	1 IX
Cirsium kamtschaticum	20	25 VIII	—	—

В начале вегетации величины ВД у изучаемых видов были небольшие, утром (когда роса сошла неполностью) при наибольшей насыщенности листьев водой этот показатель у *Polygonum sachalinense* равен 5, у *Filipendula kamtschatica* — 10 на обоих участках, у *Petasites amplus* на пойме — 7, на надпойменной террасе — 13 %.

В разные по влагообеспеченности годы нарастание ВД происходит быстрее в сухой год, особенно на надпойменной террасе, в связи с иссушением корне-

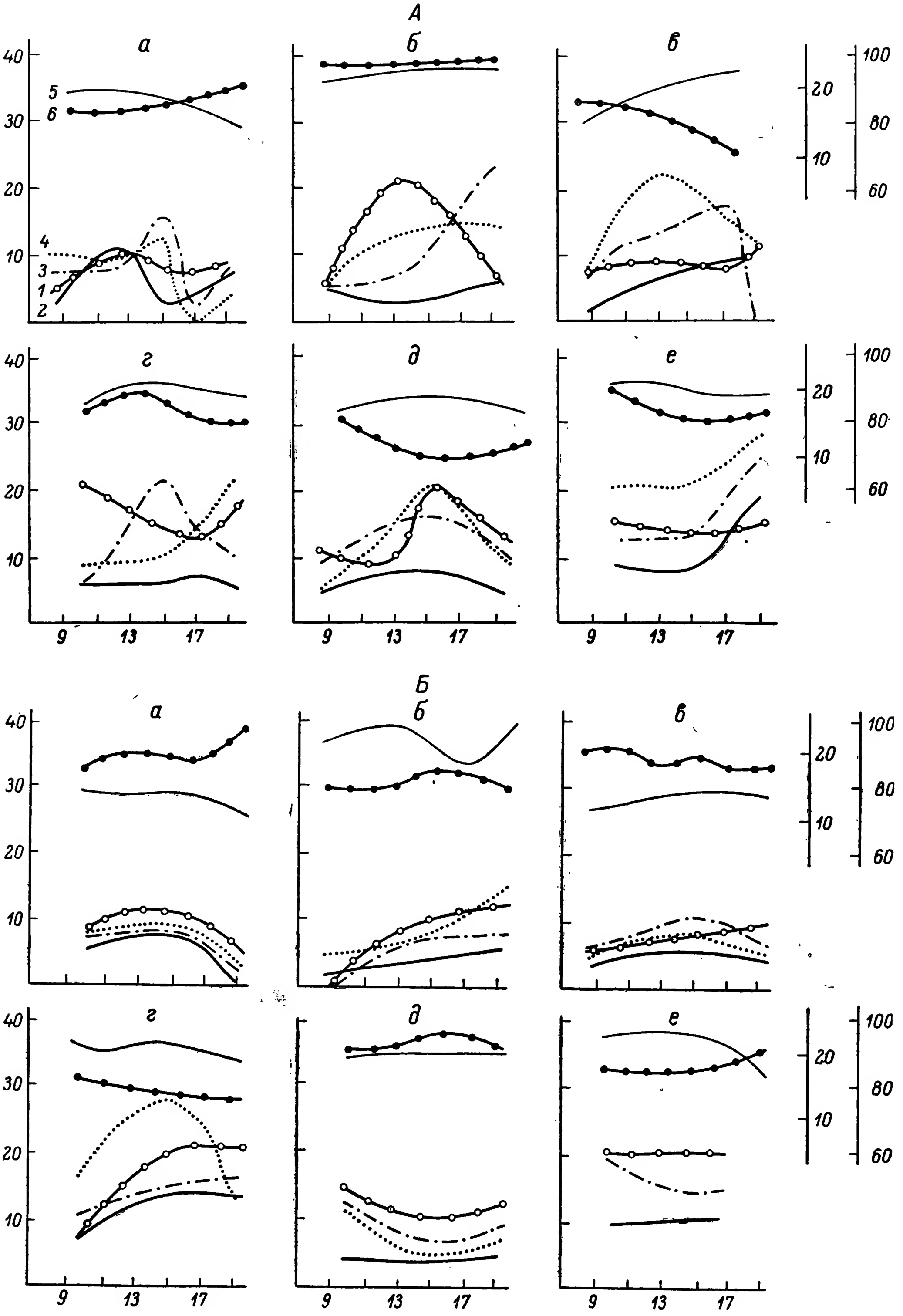


Рис. 1. Сезонная и суточная динамика водного дефицита в условиях надпойменной террасы (*А*) и поймы (*Б*).

1 — ***Filipendula kamtschatica***, *2* — ***Angelica ursina***, *3* — ***Senecio cannabifolius***, *4* — ***Petasites amplus***. *По оси ординат* (*справа*): *5* — температура воздуха, °С, *6* — относительная влажность в сообществе, %; *слева*: водный дефицит, процент от полного насыщения. *По оси абсцисс* — часы суток. Даты наблюдений. *А*: *а* — 27 VI, *б* — 9 VII, *в* — 20 VII, *г* — 9 VIII, *д* — 21 VIII, *е* — 30 VIII; *Б*: *а* — 9 VI, *б* — 16 VI, *в* — 12 VII, *г* — 22 VII, *д* — 15 VIII, *е* — 25 VIII.

ТАБЛИЦА 2

Потеря воды срезанными листьями (процент от исходного веса) спустя различное время от начала опыта

Вид	Исходное содержание воды	Время от начала опыта, ч										
		1	2	3	4	5	6	11	22	32	56	120
Petasites amplus	85.9	12.4	12.7	15.4	17.5	19.4	21.0	28.8	41.1	46.6	64.1	80.2
Anthriscus aemula	87.6	10.0	13.2	15.5	19.4	20.1	22.1	32.1	41.3	47.5	61.8	82.2
Urtica platyphylla	79.0	7.7	12.1	17.1	20.1	25.0	29.1	41.1	55.8	67.7	74.1	74.3
Aconitum fischeri	83.9	6.9	11.1	14.2	17.8	20.1	22.4	32.4	47.6	60.2	76.3	—
Cirsium kamtschaticum	84.9	6.6	10.2	12.5	15.8	18.1	20.0	28.2	43.0	66.9	75.0	79.7
Filipendula kamtschatica												
неопушенная форма	73.4	6.5	9.6	12.3	15.0	17.6	19.7	28.5	41.6	53.3	64.9	68.7
опушенная форма	71.4	4.0	8.1	11.0	13.6	16.0	18.1	27.1	38.3	46.1	57.8	63.4
Pleurospermum camtschaticum	80.7	6.4	10.8	14.0	17.4	19.2	21.2	28.9	42.3	52.7	66.9	73.8
Aralia schmidtii	77.2	6.3	8.4	9.9	11.9	13.1	14.5	20.9	32.0	41.7	58.1	71.0
Angelica ursina	74.6	5.7	8.1	10.0	11.1	14.2	16.6	18.5	38.0	40.6	65.4	68.1
Cacalia robusta	86.0	5.4	7.3	8.8	10.8	11.9	13.3	18.6	29.0	37.7	56.2	76.4
Heracleum dulce	83.9	5.4	8.5	10.5	14.8	16.8	18.9	27.8	27.8	59.6	71.6	—
Senecio cannabifolius	78.9	5.3	7.0	8.9	10.5	12.4	13.7	19.5	30.3	28.8	60.1	73.2
Polygonum sachalinense	72.7	4.5	7.7	10.7	12.6	15.5	17.7	25.5	39.2	41.5	60.5	65.5
Angelica gmelinii	81.8	4.4	5.5	6.3	7.5	8.2	9.0	9.9	18.4	18.5	39.0	53.3
Lysichiton camtschatcense	89.1	3.9	6.0	9.9	11.6	13.7	15.6	21.9	35.6	48.1	62.9	76.5
Polygonum weyrichii	71.8	1.96	6.1	9.8	14.9	19.4	23.0	34.3	49.7	58.9	66.3	67.9

обитаемого слоя почвы. В более влажный год отмечен сдвиг наибольшего значения ВД на более поздний период. Самый высокий ВД (до 32 %) в сухой 1974 г. наблюдали в середине июля и в первой декаде августа у *Polygonum sachalinense* и *Petasites amplus* на обоих участках; в условиях надпойменной террасы при дальнейшем нарастании ВД последний вид начинает погибать.

Небольшие дневные и сезонные изменения ВД отмечены у *Angelica ursina*. В сухой 1974 г. в течение дня происходят значительные колебания ВД (рис. 1, *А*), в умеренно влажный 1975 г. колебания были небольшими (рис. 1, *Б*).

В течение первого часа опыта быстрее всех отдает воду *Petasites amplus*, очень медленно — *Polygonum sachalinense* и *P. weyrichii* (табл. 2). Через 4 ч начинают терять тургор *Angelica ursina*, *Petasites amplus*, *Filipendula kamtschatica*, *Polygonum sachalinense* и *P. weyrichii*. Из доминантов крупнотравья за 6 ч эксперимента быстрее всех теряли воду *Petasites amplus*, *Filipendula kamtschatica* (рис. 2).

Важно было определить, как восстанавливаются первоначальный вес и тургор после насыщения водой. После 8-часового насыщения только три вида обрели свой первоначальный вес и тургор листьев: *Senecio cannabifolius*, *Angelica gmelinii*, *Cacalia robusta*; у *Angelica ursina* и *Anthriscus aemula* тургор не восстановился. У такого вида, как *Heracleum dulce*, листья стали тургесцентными, но на листьях появились некротические пятна, занимающие 5—10 % поверхности листа, у *Filipendula kamtschatica* — 20, у *Petasites amplus* — 30—40 %, и т. д. *Senecio cannabifolius* потерял способность восстанавливать тургор только после потери 50 % первоначального веса (после 2 сут от начала опыта).

У сахалинских доминантов крупнотравья и у тех же видов на Камчатке (Белая, 1978) скорость водоотдачи одинаковая. Плохо переносит потерю воды *Filipendula kamtschatica*, наиболее устойчивым оказался *Senecio cannabifolius*.

При сравнении скорости водоотдачи срезанными листьями луговых растений Памира (Свешникова, 1962) и субальпийского пояса Центрального Кавказа (Нахуцришвили, 1971) с доминантами крупнотравья Сахалина оказалось, что за 30 мин опыта (18 °C) первые теряют 12—17 % воды, луговые растения Кавказа и представители крупнотравья меньше — 3—6 и 2—7.5 % от исходного веса соответственно. Высокую потерю воды памирскими растениями можно объяснить сильной сухостью воздуха: в дневные часы летних месяцев относительная влажность воздуха там колеблется от 10 до 31 %. В условиях влаж-

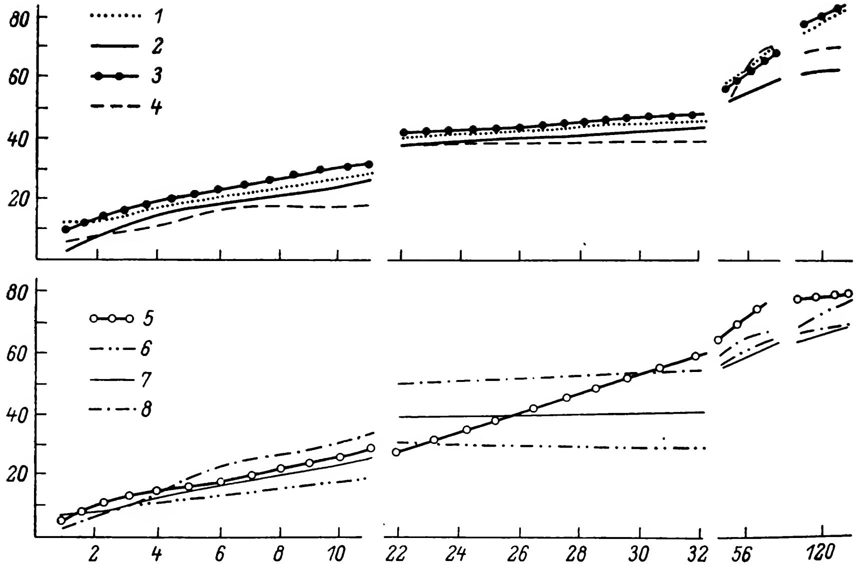


Рис. 2. Скорость потери воды листьями доминантов крупнотравья при завядании.

1 — *Petasites amplus*, 2 — *Filipendula kamtschatica*, 3 — *Anthriscus aemula*, 4 — *Angelica ursina*, 5 — *Heracleum dulce*, 6 — *Senecio cannabifolius*, 7 — *Polygonum sachalinense*, 8 — *P. weyrichii*. *По осям абсцисс* — часы суток; *по осям ординат* — процент от первоначального веса.

ного высокогорья Кавказа и на Сахалине относительная влажность воздуха изменяется в течение суток от 60 до 90 %.

СС листьев — показатель активности всасывания воды растениями. У луговых растений Центрального Кавказа величины СС изменяются от 2.6 до 16 (Нахуцришвили, 1971), у крупнотравья Камчатки — от 3 до 16.2 ат. У доминантов крупнотравья на Сахалине минимальные значения СС не превышают 1 ат, максимальные — 21 (табл. 3). В начале вегетации СС составляет 1—6 ат, в середине наблюдается ее подъем, и в фазу цветения она достигает 16—21 ат.

Сопоставление СС и ОД у изучаемых растений показало в основном превышение СС над ОД. Так, ОД у растений поймы очень низкое — 1.2—6.4 ат, в условиях надпойменной террасы ее величина достигает у *Cirsium kamtschaticum* в середине августа 9.5 ат, у *Senecio cannabifolius* в начале сентября — 10.1 ат (табл. 3).

Таким образом, доминанты сахалинского крупнотравья неодинаково реагируют на запасы воды в почве. Из всех изученных растений *Petasites amplus* и

ТАБЛИЦА 3

Наибольшие и наименьшие величины осмотического давления и сосущей силы (ат) листьев некоторых представителей сахалинского крупнотравья (1974—1976 гг.)

Вид	Осмотическое давление		Сосущая сила	
	наибольшее	наименьшее	наибольшая	наименьшая
Senecio cannabifolius	10.1	3.0	21	4
Cirsium kamtschaticum	9.5	3.9	12	8
Angelica gmelinii	8.0	2.4	—	—
Aralia schmidtii	7.7	2.6	14	11
Cacalia robusta	7.0	1.9	14	10
Petasites amplus	6.6	2.7	17	5
Filipendula kamtschati ca	6.4	3.1	16	1
Angelica ursina	5.5	3.0	17	2
Polygonum sachalinense	4.8	1.6	13	2
Urtica platyphylla	3.9	1.6	—	—
Polygonum weyrichii	3.3	1.2	—	—
Symplocarpus foetidus	2.0	1.6	—	—
Anthriscus aemula	6.0	5.0	—	—

Filipendula kamtschatica оказались самыми чувствительными к условиям увлажнения. У них самые высокие оводненность различных органов и интенсивность транспирации (ИТ), они хуже других представителей крупнотравья переносят завядание, потерявшие тургор растения с трудом восстанавливают его и свой первоначальный вес, имеют невысокие значения СС и ОД. *Senecio cannabifolius* оказывает наибольшее сопротивление отдаче воды, способен восстанавливать тургор даже при потере половины своего первоначального веса, имеет самые высокие величины СС и ОД. *Polygonum sachalinense* занимает между ними промежуточное положение, медленно отдает воду при завядании, имеет самый высокий ВД и самую большую амплитуду оводненности листьев.

В целом основные представители сахалинского крупнотравья развиваются при благоприятном водном режиме почвы и высокой влажности воздуха, что находит отражение в высокой оводненности растений, небольших изменениях ВД, СС и ОД. Доминанты крупнотравья имеют очень высокие величины ИТ, практически не встречающиеся у травянистых растений других географических зон. Травянистые гиганты Камчатки и Сахалина с большой листовой поверхностью расходуют огромное количество воды на создание вегетативной массы, обеспечивающей высокую биологическую продуктивность сообществ.

Максимальные значения ВД у сахалинских растений в 1.5—2 раза ниже, чем у доминантов крупнотравья на Камчатке. Возникающий в отдельные периоды краткосрочный водный стресс (надпойменная терраса) растения переносили в состоянии потери тургора. Наблюдаемые нами максимальные величины реального ВД и ИТ у растений были непродолжительными и поэтому не наносили ощутимого ущерба производительности сообществ (за исключением Petasites amplus). Оптимальное водоснабжение определяет в пойме более благоприятный водный режим растений (выше оводненность различных органов, ниже ИТ, небольшая и редко возникающая потеря тургора и т. д.), чем на надпойменной террасе. Растениям надпойменной террасы приходится перестраивать свой водный режим для перенесения неблагоприятных условий среды. В период повышения температуры воздуха и почвы, понижения запасов влаги в почве наблюдается некоторое ухудшение регулирования водного режима растений, которое проявляется в резких изменениях ВД в течение дня, в повышении ИТ и СС.

Расход воды на транспирацию растениями сообществ в пойме выше, чем на надпойменной террасе из-за большей испаряющей поверхности. Большой расход воды определяется более высокой биологической продуктивностью ценозов в пойменных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Л. Н. Водный режим луговых растений в связи с условиями среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. 199 с. — *Белая Г. А.* Экология доминантов камчатского крупнотравья. М.: Наука, 1978. 124 с. — *Горышина Т. К.*, *Самсонова Л. И.* Водный дефицит в листьях травянистых дубравных растений разных сезонных групп. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 5, с. 670—678. — *Гусев Н. А.* Некоторые методы исследования водного режима растений. Л. 1960. 60 с. — *Морозов В. Л.* Запасы надземной и подземной фитомассы крупнотравья и его доминантов на Сахалине. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 3, с. 381—387. — *Морозов В. Л.* Продуктивность крупнотравья на Дальнем Востоке. — Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 1979, вып. 2, № 10, с. 32—39. — *Нахуцришвили Г. Ш.* Экология высокогорных травянистых растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1971. 199 с. — *Определитель* высших растений Сахалина и Курильских островов. Л.: Наука, 1974. 372 с. — *Свешникова В. М.* Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1962. 247 с. — *Свешникова В. М.*, *Бобровская Н. И.* Водный режим. — В кн.: Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей Центрального Казахстана. Ч. 2. Л.: Наука, 1969. 336 с. — *Шардаков В. С.* Водный режим хлопчатника и определение оптимальных сроков полива. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1953. 96 с. — *Čatský J.* Determination of water deficit in disks cut out from leaf blades. — Biol. Plant., 1960, vol. 2, N 1, p. 76—78.

Тихоокеанский институт географии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 3 III 1982.

УДК 581.524.34 (571.121)

Ю. И. Кузьмин, В. М. Корельская

ЕСТЕСТВЕННОЕ ФОРМИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ТЕХНОГЕННЫХ НАНОСАХ В УСЛОВИЯХ КРАЙНЕГО СЕВЕРА

Yu. I. KUZMIN, V. M. KORELSKAYA. NATURAL FORMATION OF VEGETATION ON TECHNOGENOUS DEPOSITS UNDER CONDITIONS OF EXTREME NORTH

Изучены видовое разнообразие травянистых растений и распределение их на нарушенных участках тундры вблизи буровых скважин в окрестностях пос. Варандей Ненецкого автономного округа.

Освоение районов Крайнего Севера, сопровождающееся различного вида и масштаба техногенными воздействиями, существенно влияет на природные условия. Основные виды техногенных нарушений поверхности заполярных районов и наиболее частые вызывающие их причины классифицированы в работе Н. А. Граве (1980). Интенсивное движение гусеничного транспорта в летний период, бурение и эксплуатация скважин, строительство с планировкой местности и многое другое приводят к полному уничтожению растительного покрова и оголению минерального грунта. Наблюдение за естественным заселением нарушенных участков тундры в разных регионах позволили выявить некоторые закономерности в формировании растительных сообществ.

Сотрудники Игарской научно-исследовательской мерзлотной станции Института мерзлотоведения СО АН СССР обследовали территорию ранее нарушенной тундры на Енисейском Севере (Скрябин, 1979). За 5—6 лет после прекращения интенсивного техногенного воздействия произошло зарастание обширных территорий злаково-разнотравными сообществами. Их основу составляют *Poa pratensis* L., *Deschampsia cespitosa* subsp. *borealis* (Trautv.) A. et D. Löve, *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal, в меньшем обилии произрастают *Calamagrostis lapponica* (Wahl.) Hartm., *Festuca ovina* L. Из видов разнотравья повсюду одними из первых на нарушенных участках поселяются *Tripleurospermum phaecephalum* (Rupr.) Pobed., *Descurainia sophia* (L.) Schur., *Artemisia tilesii* Ledeb. Травостой даже на склонах достаточно хорошо защищает поверхность от размыва. Исследования, проведенные в пределах восточных предгорий Полярного Урала на трассе трубопровода, показали, что на нарушенных участках формируются также злаково-разнотравные сообщества (Смирнов и др., 1980), в основе которых *Calamagrostis lapponica* и *Festuca ovina*. Их проективное покрытие на суглинистых и супесчаных грунтах составляет до 15, на каменистых — 2—7 %. На Западном Таймыре, как указывает А. Д. Виталь (1980), уже на следующий год после происшедшего оползня наблюдается массовое поселение *Tripleurospermum phaecephalum*; в меньшем количестве здесь встречаются *Androsace septentrionalis* L., *Artemisia tilesii*.

Исследование естественного зарастания нарушенных территорий тундры проведено на участках, где нет отходов бурения. При бурении нефтяных и газовых скважин на территории, прилегающей к буровым, наряду с полным уничтожением растительного покрова скапливается большое количество отходов, загрязненных диспергированной глиной, нефтью, смазочными маслами и химическими реагентами (Кузьмин и др., 1983). До настоящего времени вопросы формирования растительности на техногенных наносах, образующихся при проведении геологоразведочных работ по поиску нефти и газа в условиях Крайнего Севера, остаются малоизученными, несмотря на их теоретическую и практическую значимость.

В данной статье излагаются результаты исследования состава травянистых растений на техногенных наносах по истечении 2—4 лет после прекращения геологоразведочных работ.

В 1981—1982 гг. были проведены исследования на территории бывших буровых, расположенных вблизи пос. Варандей Ненецкого автономного округа. Климат района исследования субарктический, суровый, формируется преимуще-

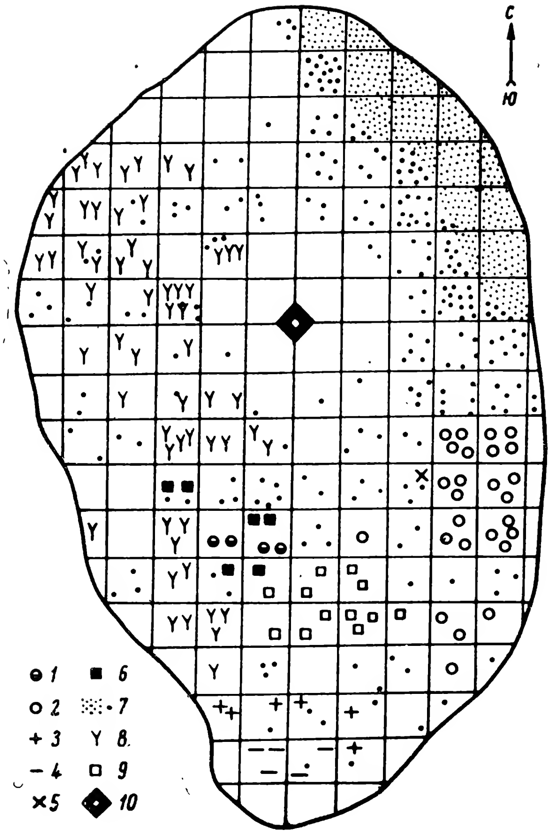


Рис. 1. Картосхема распределения растений на участке с техногенными наносами.

1 — *Cochlearia arctica*, *2* — *Cerastium arvense*, *3* — *Tanacetum bipinnatum*, *4* — *Senecio campestris*, *5* — *Juncus nodulosus*, *6* — *Rumex arcticus*, *7* — *Tripleurospermum inodorum*, *8* — *Festuca rubra*, *9* — *Armeria arctica*, *10* — устье скважины.

ственно под воздействием арктических масс воздуха. Зимний период длится более 240 суток, самый холодный месяц — январь. Средняя температура января за 1979—1982 гг. составила — 17.3 °С. В отдельные годы морозы возможны до —40, —45°. Лето — самый короткий период года. Средняя продолжительность безморозного периода колеблется в пределах 60—90 сут. В первой декаде июня среднесуточная температура 10 °С. В любой летний месяц температура воздуха может опускаться ниже нуля.

Техногенные наносы выровнены на площади около 0.07 га, толщина их слоя по мере удаления от скважины уменьшается от 35 до 21 см. По внешнему виду они представляют собой трещиноватую глину, pH водной вытяжки 9.0. После дождя в микропонижениях долго сохраняется вода. Для проведения учета растений участок был разбит с помощью вешек на квадраты 5×5 м. Распределение растений по территории участка схематично показано на рис. 1. Доминирующим видом в сообществе является *Tripleurospermum inodorum*, его особи встречаются почти по всему участку, однако основная их масса (до 90 %) сосредоточена в северо-восточной части на площади, составляющей около 10 % всей территории наносов. *T. inodorum* обилен на этой части техногенных наносов, покрытых небольшим слоем песка; он не образует сомкнутой дернины, другие виды под его покровом отсутствуют. На западной половине участка в обилии произрастает *Festuca rubra*. *T. inodorum* и *F. rubra* поселяются по краям отвалов уже через год после техногенного воздействия. Все другие виды представлены небольшим числом особей. Через 5 лет после прекращения буровых работ общее проективное покрытие растительности на наносах составляет не более 30 %; чем ближе к скважине, тем оно меньше, а в радиусе 10—15 м от нее — не более 2 %.

Суммарная оценка числа особей каждого вида в пределах техногенных наносов приведена в таблице.

Состав видов растений, заселивших техногенные наносы

Вид	Обилие по Друде	Число особей	
		абсолютное	%
Tripleurospermum inodorum (L.) Sch. Bip.	cop.	1255	73.5
Festuca rubra L.	cop.	319	18.7
Cerastium arvense L.	sp.	50	3.0
Rumex arcticus Trautv.	sp.	44	2.5
Armeria arctica (Cham.) Wallr.	sol.	18	1.0
Cochlearia arctica Schlecht. ex DC.	sol.	10	0.6
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.	sol.	6	0.5
Senecio campestris (Retz.) DC.	sol.	5	0.3
Juncus nodulosus Wahlenb.	un.	1	0.06

Примечание. Названия растений даны по С. К. Черепанову (1981).

По числу особей преобладает *T. inodorum*. На первых стадиях поселения *T. inodorum* — маловетвящееся растение высотой 12—13, глубина проникновения его корней — до 6 см. Зрелый многолетний куст имеет многократно ветвящиеся побеги в среднем 43, максимум 65 см выс. (рис. 2). Число соцветий на отдельных кустах достигает 60 и более; возобновление вида семенное, семена созревают в сентябре, их лабораторная всхожесть — 62 %. Несколько менее обилен *F. rubra*, корневая система у него мочковатая, основная масса корней проникает на глубину 6—10 см. Высота растений 30—32 (40) см (рис. 3); возобновление вида семенное, лабораторная всхожесть семян — 58 %. В неболь-

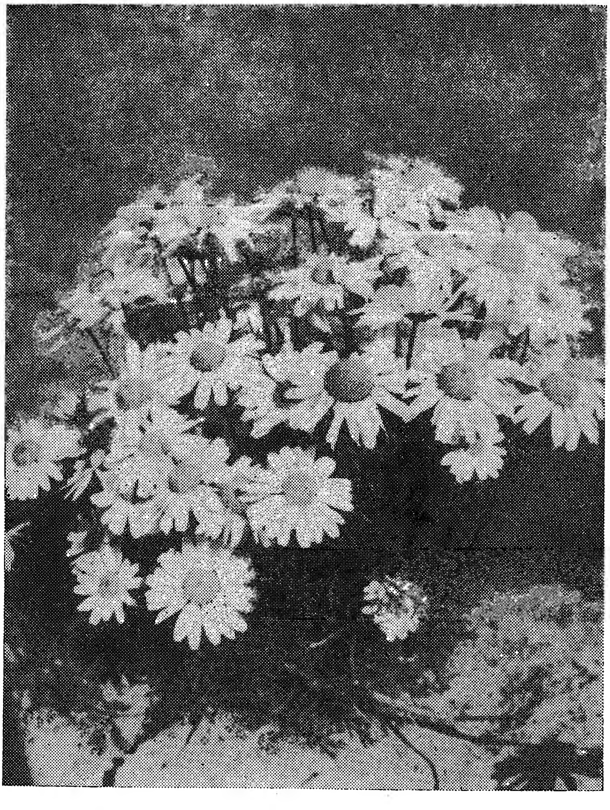


Рис. 2. *Tripleurospermum inodorum* на техногенных наносах.

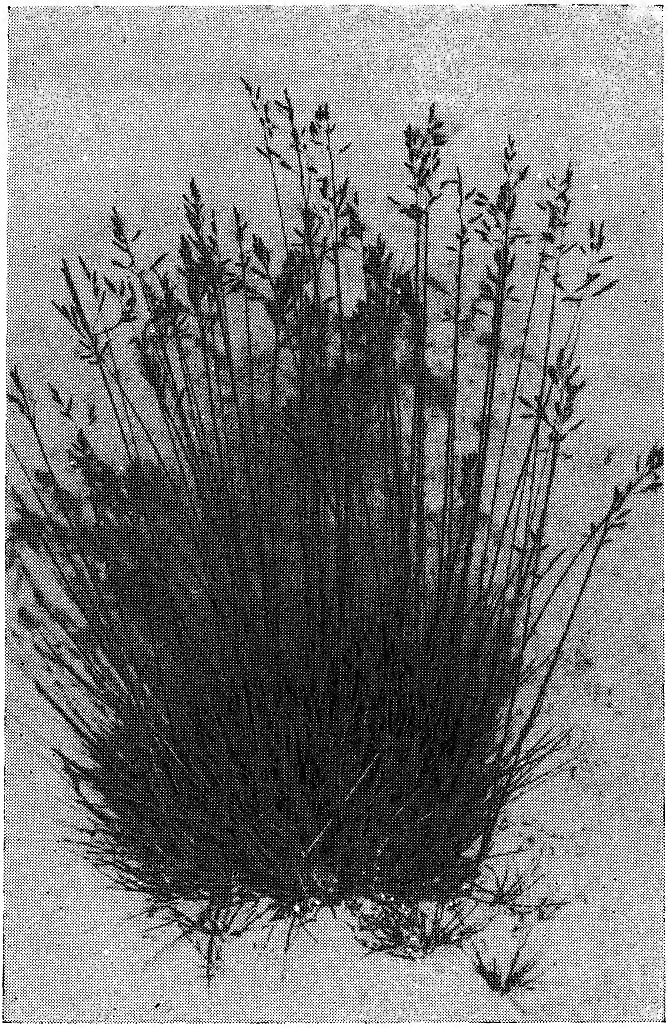


Рис. 3. *Festuca rubra* на техногенных наносах.

шом числе изредка попадаются *Cerastium arvense* и *Rumex arcticus*. *C. arvense* образует отдельные округлые куртинки, цветет в первой декаде августа; *R. arcticus* цветет в июле—августе, образуя 7—10 цветоносных побегов высотой 10—12 см. Единично и редко встречаются *Armeria arctica*, *Cochlearia arctica*. *A. arctica* образует небольшие дернинки с 3—9 генеративными побегами высотой 15 см, цветет в конце июля—начале августа, возобновляется семенами. *C. arctica* — небольшое растение высотой 8—10 см.

Еще более редки *Tanacetum bipinnatum* и *Senecio campestris*. *T. bipinnatum* образует один цветочный побег высотой до 17—18, корневая система его располагается на глубине до 10—12 см, цветет в начале августа. Высота цветоносных побегов *S. campestris* до 13, а корни идут до 3—3.5 см, цветет в начале августа. На пробной площадке был найден только один экземпляр *Juncus nodulosus*. Основная масса корней его сосредоточена на глубине до 6 см, в начале августа растение находилось в фазе цветения. Какие-либо признаки угнетения роста и развития у всех названных видов не наблюдались.

На расстоянии около 2 км от описанного участка была обследована другая территория, где интенсивное техногенное воздействие было прекращено в марте 1979 г. Техногенные наносы представлены в виде отдельных возвышений, имеются пятна горючесмазочных материалов, до настоящего времени растения полностью отсутствуют. Вероятно, именно наличие нефтяных пятен — одна из основных причин того, что растительный покров не восстанавливается.

Проведенные нами исследования, а также сообщения других авторов убедительно показывают, что на месте нарушенных участков тундры формируются растительные сообщества, которые коренным образом отличаются от естественных. Видовой состав формирующихся покровов в различных регионах неодинаков. Это зависит от ряда причин, и в первую очередь от механического состава и генезиса грунтов, а также способности растений выносить отклонения факторов среды от оптимальных для них. Естественное зарастание нарушенных местообитаний в условиях Крайнего Севера идет медленно, особенно на техногенных наносах с нефтяными пятнами на их поверхности. Обычно вновь формирующиеся растительные сообщества не имеют хозяйственного значения, но зарастание нарушенных участков препятствует развитию нежелательных эрозионных процессов.

ЛИТЕРАТУРА

Виталь А. Д. Корневые системы растений-задернителей и их значение для восстановления растительного покрова, нарушенного при хозяйственном освоении территорий. — В кн.: Охрана окружающей среды при освоении области многолетнемерзлых пород. М.: Наука, 1980, с. 128—133. — *Граве Н. А.* Место и направление геокриологических исследований в проблеме охраны среды и рационального природопользования в области вечной мерзлоты. — В кн.: Устойчивость поверхности к техногенным воздействиям в области вечной мерзлоты. Якутск: Изд-во СО АН СССР, 1980, с. 6—12. — *Кузьмин Ю. И.*, *Войтенко В. С.*, *Братишко Ю. А.* Влияние буровых растворов на окружающую среду в условиях Крайнего Севера. — Нефт. хоз-во, 1983, № 12, с. 53—55. — *Скрябин С. З.* Исследования по биологической рекультивации нарушенных техникой тундр на Енисейском Крайнем Севере. — В кн.: Техногенные ландшафты Севера и их рекультивация. Новосибирск: Наука, 1979, с. 51—61. — *Смирнов В. В.*, *Марахтанов В. П.*, *Ливеровская И. Т. и др.* Нарушения природной среды и первые стадии восстановления почвенно-растительного покрова при некоторых видах линейного строительства. — В кн.: Охрана окружающей среды при освоении области многолетнемерзлых пород. М.: Наука, 1980, с. 121—127. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.

Архангельский отдел,
Всесоюзный научно-исследовательский
геологоразведочный нефтяной институт.

Получено 31 V 1983

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005.576.16 : 665.347.4 (575)

Т. И. Цукерваник

НОВЫЙ ВИД РОДА *LAGOCHILUS* (*LAMIACEAE*) ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ

T. I. ZUCKERWANIK. A NEW SPECIES OF THE GENUS *LAGOCHILUS* (*LAMIACEAE*) FROM MIDDLE ASIA

Описан новый вид *Lagochilus taukumensis*, произрастающий на песках Таукумы (Казахстан).

Lagochilus taukumensis Zuckerwanik sp. nov. — Suffruticulus. Caules numerosi, ad 25 cm alti, albidi, pilis simplicibus minutis deorsum directis sparse obtectis. Folia inferiora petiolata, petiolis brevibus alatis, basi cuneata, 3—5-loba, lobis rotundatis apice breviter aculeolatis, pilis simplicibus minutis et glandulis globosis sparse tecta; superiora subintegra, obovata, sessilia, ut inferiora pilosa. Bracteae 8—10 mm longae, aciculiformes, subascendentes, pilis simplicibus minutis sparse tectae. Flores in axillis foliorum superiorum quaterni. Calyx ad 15 mm longus, tubo anguste cylindrico 2—3.5 mm lato, pilis simplicibus minutis tecto, dentibus brevibus (3—4 mm longis) subhorizontaliter patentibus late ovatis apice in aculeolum brevem subacutatis, pilis simplicibus minutis sparse obtectis. Corollae albido-roseae, ca 25 mm longae, e calyce valde exsertae.

Typus: URSS, Kazachstania, in arenis Taukumy prope pagum Koljchengil, in arenis semiaffixis grumoso-parvijugalibus, 10 VI 1980, fl. et fr. immat. V. P. Botschantzev, N. P. Litvinova, № 1412 (LE).

Affinitas. A *L. platyacantho* Rupr. calycibus tubo anguste cylindrico et dentibus brevibus late ovatis, calyce, bracteis cauleque pilis simplicibus (nec articulatis) tectis, necnon bracteis brevioribus et tenuioribus aciculiformibus (nec applanatis) differt. A *L. pulchro* Knorr. calycibus minoribus tubo anguste cylindrico et dentibus brevibus, bracteis cauleque pilis simplicibus (nec articularis) tectis, necnon bracteis acicularibus (nec complanatis) distinguitur.

Distributio. In arenis Taukumy (Kazachstania).

Полукустарничек. Стебли многочисленные, до 25 см выс., беловатые, рассеянно-опушенные простыми мелкими вниз направленными волосками. Нижние листья на коротких крылатых черешках, в основании клиновидные, с 3—5-лопастной пластинкой (лопасти закругленные, с короткими шипиками на верхушке), рассеянно-опушенные мелкими простыми волосками и круглыми железками. Верхние листья почти цельные, обратнояйцевидные, сидячие, опушены так же, как и нижние. Прицветники 8—10 мм дл., игловидные, слегка вверх приподнятые, рассеянно-опушенные простыми мелкими волосками. Цветки по 4 в пазухах верхних листьев. Чашечка до 15 мм дл., с узкоцилиндрической трубкой (2—3.5 мм шир.), опушенной простыми мелкими волосками. Зубцы чашечки короткие (3—4 мм дл.), почти горизонтально отклоненные, широкояйцевидные, наверху приостренные в короткий шипик, рассеянно опушены простыми мелкими волосками. Венчик беловато-розовый, около 25 мм дл., сильно выдающийся из чашечки.

Тип: Казахская ССР, пески Таукумы близ пос. Кольшенгиль, бугристо-грядовые полузакрепленные пески, 10 VI 1980, цв., пл. незр., В. П. Бочанцев, Н. П. Литвинова, № 1412 (LE).

Родство. От *L. platyacanthus* Rupr. отличается более мелкими чашечками с узкоцилиндрической трубкой и с короткими широкояйцевидными зубцами, отсутствием членистых волосков на трубке чашечки, прицветниках и стебле, более короткими и тонкими игловидными (а не уплощенными) прицветниками. От *L. pulcher* Knorr. отличается более мелкими чашечками с узкоцилиндрической трубкой и с короткими зубцами, отсутствием членистых волосков на стебле и прицветниках, игловидными (а не сплюснутыми) прицветниками.

Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 2 XI 1984.

УДК 005 : 576.16 : 582.998 (575.4)
Бот. журн., т. 70, № 6

Д. К. Курбанов

НОВЫЙ ВИД РОДА *CORYDALIS* (*FUMARIACEAE*) ИЗ ТУРКМЕНИИ

D. K. KURBANOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CORYDALIS* (*FUMARIACEAE*) FROM TURKMENIA

Описан новый вид рода *Corydalis* из Туркмении.

Corydalis kamelinii Kurbanov sp. nov. — Herba perennis 20—25 cm alta, tubere 2—5 cm in diam., subgloboso vel forma irregulari, verticaliter subapplanato, basi laciniato, apice caules 3—5 emittente. Caules in parte hypogaea pilis numerosis tecti, in parte epigaea glabri, tenues, glucescentes, parce foliosi. Folia caulina ternata, segmentis lateralibus integris, centrali in segmentula tria partito; omnibus segmentis ellipticis, integerrimis, petiolatis, petiolis 4—10 mm longis. Inflorescentia racemosa apicalis, laxa, 6—10 flora. Bracteae herbaceae anguste vel late ellipticae, integerrimae, sessiles, 7—17 mm longae, 4—11 mm latae. Pedicelli florum inferiorum 18—22 mm longi. Sepala paleacea, variiformia fere 1 mm longa. Corolla purpureo-violacea, 30—33 longa, calcari angusto apice deorsum subreflexo, 20—22 mm longo.

Typus: RSS Turcomania, jugum Kjurendag, Kizilarvat, in declivibus borealibus lapidoso-schistosis, prope fissuram, 28 III 1984, R. V. Kamelin, D. Kurbanov, fl. (LE).

Affinitas. A *C. chionophila* Czerniak. corolla longiore 30—33 mm (nec 15—22 mm) longa differt; a *C. popovii* Nevski ex M. Pop. foliorum caulinorum segmentis integerrimis et inflorescentiis plurifloris distat.

Выражаю признательность В. П. Бочанцеву и М. А. Михайловой за оказанную мне помощь при установлении данного вида.

Центральный ботанический сад АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 27 VIII 1984.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (235.47)

И. Б. Вышин

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ СИХОТЭ-АЛИНЯ

I. B. VYSCHIN. NEW AND RARE SPECIES OF VASCULAR PLANTS FROM SIKHOTE-ALIN

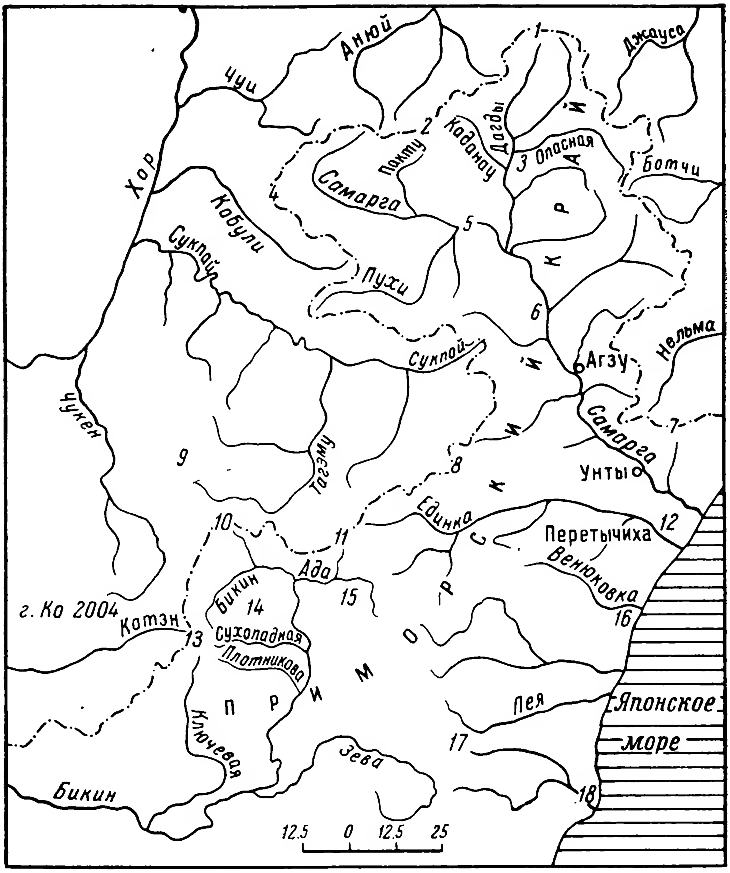
Сообщается о находках 58 редких, в том числе 19 новых для Сихотэ-Алиня видов сосудистых растений; *Calamagrostis sachalinensis* и *Eriocaulon atrum* впервые указываются для юга материковой части советского Дальнего Востока. Приводится новая комбинация *Ligularia lanipes*.

Обобщаются результаты полевых исследований, проведенных Приморским ботаническим отрядом Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР в течение 1980—1982 гг.; мы продолжаем публикации прежних лет (Вышин, 1981, 1983).[1]

За этот период собрано более 10 тыс. листов гербария из 18 обследованных пунктов, краткую характеристику которых приводим. *1* — истоки р. Дагды, хорошо выражены пояса растительности: лесной пояс (ЛП), каменноберезовый (БкП) и подгольцовый (ПП). В ЛП по склонам преобладают лиственничники багульнико-моховые (Лбм) и рододендроновые (Лр), а на верхней границе леса и по распадкам — ельники высокогорные с березой каменной (ЕБк), ельники зеленомошниковые (Ез) и мелкотравно-зеленомошниковые (Емз). БкП представлен в основном каменноберезняками высокотравными (Бкв) и каменноберезняками с подлеском из кедрового стланика и вейгелы Миддендорфа (Бкк) и, наконец, последний ПП характеризуется наличием сообществ горных лишайнико-кустарничковых тундр (Тглк) и зарослями кедрового стланика (Кс), 14—22 VII 1980. *2* — истоки р. Пакту, горы Плато (1751 м над ур. м.), распределение растительности почти такое же, как на предыдущей точке, только в ПП на выположенных водоразделах появляются осоко-пушицевые болота (Боп), а в ЛП заметно возрастает доля еловых лесов, занимающих верхние и средние части склонов, 14—30 VII 1982. *3* — устье р. Опасной, смешанный лес в пойме и старые лиственничные гари по склонам, 25—30 VII 1980. *4* — водораздел рек Чуи—Кабули—Самарга, растительность аналогичная *2*; ЛП в основном сложен ЕБк, Емз и Ез, 10—17 VIII 1982. *5* — верхнее течение р. Самарги, устье р. Пухи и ниже. ЛП представлен тополево-чозениевыми уремами в пойме (ТпЧз), Лбм, Лр — по склонам, 10—14 VII и 20—22 VIII 1982. *6* — среднее течение р. Самарги, растительность, аналогичная *5*, с увеличением площадей, занятых пирогенными белоберезняками, а также свежими и старыми гарями, 1—10 VI 1980. *7*—гора Кипрейная сопка (1275 м над ур. м.), выражены ЛП и ПП. БкП носит прерывистый характер. В ЛП, представленном в основном ЕБк и Емз, значительную площадь занимают старые гари, заходящие и в ПП, а также ветровалы, 12—17 IX 1980. *8* — верхнее течение р. Единки, истоки ее левого притока р. Бя. Прослеживаются ЛП, БкП, ПП с преобладанием в первом поясе Емз, Ебк, Лбм, во втором — Бкв и Бкк, а в третьем — Кс. Отсутствуют Боп, 10—17 VI 1980. *9* — истоки р. Тагэму,

---

[1] Кроме автора, в экспедициях участвовали: в 1980 г. — В. Д. Небайкин, студент Дальневосточного государственного университета (ДВГУ); в 1981 г. — П. А. Строителев и С. Г. Овчинников, учащиеся школы № 58 г. Владивостока; в 1982 г. — А. Э. Врищ, студент ДВГУ.



Схематическая карта мест флористических сборов на Сихотэ-Алине.

1—18 — пункты сбора гербарного материала.

вершина 1780 м над ур. м., хорошо представлены ЛП, БкП, ПП. Последний весьма обширен, на выровненных участках водораздела имеются заболоченные пространства, в ЛП основные типы леса Емз и Ез, 26 VIII—5 IX 1982. *10* — гора Аник (1933 м), растительность, аналогичная *2*, 24—30 VIII 1980, 24 VI—1 VII и 29 VII—10 VIII 1981. *11* — горы Соболинка (1556 м над ур. м.) и Отлогая (1640 м над ур. м.), то же самое, что и в *9* и *10*, только в ЛП по долинам и нижней части склонов преобладают Лбм, 17—23 VIII 1980. *12* — окрестности с. Перетычиха, Лбм и гари по склонам, смешанный с преобладанием белоберезняков лес в долине р. Единки и обширные лиственничные мари вдоль края долины, в течение ряда лет этот населенный пункт служил отправной точкой наших маршрутов и гербарные сборы делали здесь периодически все 3 года. *13* — гора Сухопадная (1741 м), выражены отлично все три пояса растительности, к верхней границе леса тяготеют ЕБк, Емз, Ез, в нижних частях макросклонов и долинах преобладает Лбм, 2—10 VII и 15—20 VIII 1981. *14* — гора Стремительная, аналогична *13*, 15—16 VII и 21—24 VIII 1982. *15* — бассейн р. Ады, Боп на базальтовом плато среди Лбм, 25—26 VI, 20—21 VII и 2—5 IX 1981. *16* — берег моря около устья р. Венюковки, приморские луга, Лр по берегу, лиственничная марь до подножия сопок, 20—26 VIII 1982. *17* — Боп на выположенном водоразделе Сихотэ-Алиня, среди Емз и Ез, окружающих болото с восточной стороны и Лмб — с западной, 16—20 VII 1978 и 10—16 IX 1980. *18* — окрестности пос. Светлая, на берегу моря, приморские склоны, скалы, луга. Белоберезняки и лиственничники по склонам, 3—12 VIII 1980.

Приводим перечень видов, ранее не указывавшихся для Сихотэ-Алиня, располагая их по системе А. Л. Тахтаджяна (1970). Названия даются с учетом сводки С. К. Черепанова (1981). После видового названия указывается номер пункта, где вид собран. Звездочкой отмечены виды, указываемые для Сихотэ-Алиня впервые. Гербарный материал хранится во VLA (см. рисунок).

**Aconitum karafutense* Miyabe et Nakai, *2*. (Определение В. Н. Ворошилова). Южно-дальневосточный вид, встречен однажды, в массе вдоль ручья. Произрастает на горе Плато в БкП, по берегу в истоках ручья, образуя плетьевидные побеги. Ближайшие местонахождения — на Амуре и Сахалине (Ворошилов, 1982).

**Ranunculus pygmaeus* Wahlenb., *10*. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Собран только на горе Аник в истоках ручья Самсонова, в ПП, где произрастал вместе с *Oxyria digyna* вдоль ручья, на крутом склоне, массово. Ранее был известен с южного Амура и севернее (Ворошилов, 1982).

**Betula exilis* Sukacz., *2*. Восточносибирско-западноамериканский вид. На южной границе своего распространения собран на горе Плато, в ПП, на заболоченной лужайке выположенного водораздела среди зарослей Кс, массово. Ближайшие местонахождения — на восточном Амуре и Сахалине (Ворошилов, 1982).

**Polygonum tripterocarpum* A. Gray, *2*. Восточносибирско-дальневосточный вид. На горе Плато, ПП, заболоченная лужайка на седловине рядом с вершиной, среди Тглк, изредка. Ближайшие местонахождения — на западном Амуре и северном Сахалине (Ворошилов, 1982).

Viola kusnezowiana W. Beck., *2*, *4*, *9*. Амуро-сихотэалинский эндемик, известный из Приморья, западного и восточного Амура (Ворошилов, 1982); в сводке С. С. Харкевича и Н. Н. Качура (1981) включен в число редких. По нашему мнению, это весьма обычный, часто встречающийся в высокогорьях Сихотэ-Алиня вид, массово произрастающий в нижней части ПП и на верхней границе леса вдоль водотоков. Единичные сборы *V. kusnezowiana* (во VLA имеется 2 гербарных листа с гор Тардоки-Яни и Ко, собранных соответственно В. А. Розенбергом в 1956 и Г. Э. Куренцовой в 1958 г.) объясняются тем, что, произрастая, как правило, в сообществе с *V. biflora* L. и будучи на первый взгляд трудно отличим от последнего, часто не собирался коллекторами. На самом же деле хорошо отличается от *V. biflora* формой и тусклым блеском листа, а также не облиственным цветоносом.

**Salix turczaninowii* Laksch., *10*. Сибирско-дальневосточный, собственно высокогорный вид. Впервые для Сихотэ-Алиня обнаружен на южном плече горы Аник, среди заболоченной луговины, где он образовал несколько крупных плотных групп, ПП. Ближайшие местонахождения — на западном Амуре (Ворошилов, 1982).

Phyllodoce caerulea (L.) Bab., *2*, *4*, *9*, *10*. Почти циркумполярный, аркто-альпийский вид. Довольно обычен в высокогорьях среднего и северного Сихотэ-Алиня, где образует в ПП на нивальных лужайках сплошные протяженные группировки. Наши местонахождения — крайние южные. Ранее был известен только с северного Сихотэ-Алиня. Ошибочно приводился для Сихотэ-Алинского заповедника (Шеметова, 1975) и южных высокогорий среднего Сихотэ-Алиня (Колесников, 1968) по ошибочно определенным сборам Б. П. Колесникова (сборы 1936 г.) с горы Шайтан, хранящимся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде, где под названием *Ph. caerulea* лежит гербарный лист с *Empetrum nigrum* L.

Ligularia lanipes (Worosch.) Vyschin comb. et stat. nov. — *L. sichotensis* Pojark. var. *lanipes* Worosch. 1972, Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 83 : 37.

Морфологическое отличие (опушение черешков листьев извилистыми бурыми волосками) *L. lanipes* от *L. sichotensis* на образцах, собранных в 1911 г. Н. Десулави в окрестностях пос. Светлая, впервые отмечала еще А. И. Пояркова (1961). В 1967 г. В. Н. Ворошилов, собрав оттуда же дополнительный материал, выделил особую вариацию (Ворошилов, 1972). Эту же вариацию позднее собирали дважды: А. А. Бабурин в 1974 г. в бассейне р. Зева (*17*) и С. П. Речан в 1974 г. в окрестностях с. Перетычиха (*12*).

Нам удалось сделать более обширные сборы с целого ряда новых (*7*, *16*) и повторных (*12*, *17*, *18*) точек и показать тем самым, что этот признак хорошо выдержан не только морфологически, но и географически. После просмотра коллекций LE, MHA, VLA и нанесения местонахождений на карту удалось установить, что граница ареалов таксонов проходит по водоразделу рек Нельма—Ботчи, на север от которого распространен *L. sichotensis*, а на юг — *L. lanipes*.

Учитывая морфологическую и географическую обособленность этой вариации, считаем, что она заслуживает видового ранга. Экологически рассматриваемые виды практически не различаются, встречаясь обычно в светлых лиственничных и березовых лесах по склонам. *L. lanipes* мы собирали как на уровне моря (чаще), так и на старой гари у верхней границы леса (*7*) на высоте около 1000 м над ур. м. Общим для всех местонахождений этого вида является то, что они расположены на относительно молодых или уже старых гарях. *L. sichotensis* известен только из трех пунктов сбора: верховья р. Ясы (бассейн р. Ботчи), откуда и был описан по сборам И. К. Шишкина (сборы 1928 г.); мыс Крестовоздвиженский, окрестности дер. Гроссевичи, сборы С. П. Речан (сборы 1974 г.) и из окрестностей г. Советская Гавань, — обширный материал, собранный многими коллекторами в разные годы, начиная со сборов В. К. Арсеньева (сборы 1908 г.).

**Saussurea dubia* Freyn, *3*, *5*. Восточносибирско-дальневосточный вид. Впервые для Сихотэ-Алиня собран в верхнем течении р. Самарги против устья р. Дагды, где встречается довольно часто по старым лиственничным гарям; в аналогичных условиях был найден и в среднем течении р. Дагды. Ближайшие местонахождения — на западном и южном Амуре (Ворошилов, 1982).

**Pinguicula villosa* L., *2*, *10*. Циркумполярный, гипоаркто-монтанный вид. Собран на горах Болотная и Плато, в ПП, на высоте 1500—1600 м над ур. м., на сфагновом болоте, где встречается довольно редко в сообществах с *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Arctous alpina* (L.) Niedenzu и некоторыми другими видами. Ближайшие местонахождения — на западном Амуре (Ворошилов, 1982).

**Luzula beringensis* Tolm., *10*, *13*. Северопритихоокеанский аркто-альпийский вид. Впервые для Сихотэ-Алиня собран на горах Аник и Сухопадная в ПП, среди Тглк, где он встречается довольно часто. Наше местонахождение крайне южное, ближайшее — в Аяно-Майском р-не Хабаровского края в окрестностях с. Тотта (бассейн р. Челасин) (Харкевич и др., 1983).

**L. oligantha* Sam., *2*, *9*, *10*. Дальневосточный вид, гораздо более широко, чем предыдущий, распространен в высокогорьях Сихотэ-Алиня. Обычен в ПП и БкП на разнотравных лужайках. Ближайшие местонахождения — в Охотии и северном Сахалине (Ворошилов, 1982).

**L. wahlenbergii* Rupr., *9*. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Изредка встречающийся в ПП, среди зарослей Кс в Тглк. Наше местонахождение в верховьях р. Тагэму наиболее южное, ближайшие — на Амуре (Ворошилов, 1982).

**Juncus woroschilovii* A. A. Neczajev et V. Novik., *15*. (Определение В. С. Новикова). Собран на Боп, находящемся на базальтовом плато среди Лбм в бассейне р. Ады. Ранее считался эндемиком высокогорий Удского флористического района (Нечаев, Новиков, 1979).

**Carex chordorrhiza* Ehrh., *10*, *15*. Циркумполярный вид, собранный впервые на Сихотэ-Алине на том же Боп, что и *Juncus woroschilovii*. Встречается довольно часто. Ближайшие местонахождения — на Амуре (Ворошилов, 1982).

**C. lugens* H. T. Holm, *10*. Восточносибирско-северопритихоокеанский вид. Собран лишь однажды на горе Аник в ПП, на влажной луговинке среди Тглк. Ближайшее местонахождение — в Аяно-Майском р-не Хабаровского края в бассейне р. Лантарь (Харкевич и др., 1983).

**C. concolor* R. Br., *10*. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Найден на горе Аник в ПП, среди Тглк, у воды. Крайнее южное местонахождение. Ближайшее — на хр. Геран (Шлотгауэр, 1978).

**C. tripartita* All., *9*, *10*. Циркумполярный аркто-альпийский вид, встречающийся в высокогорьях Сихотэ-Алиня около снежников. На нивальных лужайках образует группировки вместе с *Carex micropoda* и *Sibbaldia procumbens*. Ближайшие местонахождения — на Амуре (Ворошилов, 1982).

**Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol., *10*. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Собран на горе Болотная в ПП, среди Тглк по склону, в единственном месте, массово. Наше местонахождение значительно сокращает дизъюнкцию в ареале этого вида — между местонахождениями на Становом хребте и в Японии (Егорова, 1983).

*_Baeothryon cespitosum_ (L.) A. Dietr., _2_. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Встречен на заболоченной выположенной седловине горы Плато в ПП, плотные кочки, массово. Известен с восточного Амура и Сахалина (Ворошилов, 1982).

*_Calamagrostis sachalinensis_ Fr. Schmidt, _9_. Этот вид, считавшийся камчатско-североянонским, обнаружен на водоразделе р. Правая Има-Сикчи и р. Тагэму, на прогалине в ЕБк, где встречается изредка. Наше местонахождение крайнее западное, первое для юга материковой части советского Дальнего Востока, ближайшее — на о. Сахалин (Цвелев, 1976).

*_Eriocaulon atrum_ Nakai, _15_. Собран в Боп на базальтовом плато среди Лбм, в среднем течении р. Ады. Наше местонахождение этого вида, приводившегося для Курил (Ворошилов, 1982), самое западное, единственное на юге материковой части СДВ.

Помимо этого, считаем целесообразным указать без экологической характеристики еще ряд видов, которые хотя и приводятся в сводке В. Н. Ворошилова (1982) для Приморья, но известны лишь из одного-трех пунктов, находящихся, как правило, на северном Сихотэ-Алине. В подавляющем большинстве это виды, имеющие в указанных точках крайние южные местонахождения:
Trollius riederanus Fisch. et Mey. _2_, _4_, _8—10_, _13_
Aquilegia amurensis Kom. _2_, _10_
Ranunculus monophyllus Ovcz. _12_
Dicentra peregrina (J. Rudolph) Makino _11_
Minuartia minutiflora (Hult.) Worosch. _10_
Stellaria edwardsii R. Br. _10_
Oxyria digyna (L.) Hill _10_
Cardamine bellidifolia L. _2_, _10_
Cardaminopsis kamtschatica (Fisch.) O. E. Schulz _4_
Salix saxatilis Turcz. ex Ledeb. _2_, _10_
Vaccinium praestans Lamb. _16_
Saxifraga nudicaulis D. Don _2_, _10_
Rubus chamaemorus L. _2_, _12_, _16—18_
R. humilifolius C. A. Mey. _4_, _9_, _14_, _17_
Sieversia pentapetala (L.) Greene _2_, _4_
Sanguisorba sitchensis C. A. Mey. _2_, _4_, _9_, _10_, _13_, _14_
Sibbaldia procumbens L. _2_, _4_, _9_, _10_, _13_, _14_
Spiraea stevenii (Schneid.) Rydb. _1_, _2_, _4_, _9—11_, _13_, _14_, _17_
Gentiana algida Pall. _9_
G. jamesii Hemsl. _4_, _9_, _10_
Pedicularis adunca Bieb. ex Stev. _15_, _16_
P. oederi Vahl _10_
Veronica stelleri Pall. ex Link _2_, _4_, _9_, _10_
Artemisia arctica Less. _2_, _3_, _9_, _10_
A. furcata Bieb. _10_
Senecio tundricola Tolm. _9_, _10_, _13_
Crepis burejensis Fr. Schmidt _2_, _9_, _10_
Carex eleusinoides Turcz. ex Kunth _3_, _10_, _11_
C. gynocrates Wormsk. _10_, _15_
C. koraginensis Meinsh. _2_, _4_, _9_, _10_, _13_, _14_
C. micropoda C. A. Mey. _2_, _10_, _11_, _13_
C. rotundata Wahlenb. _2_, _10_, _11_
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb. _10_, _14_
Festuca auriculata Drob. subsp. _chionobia_ (Egor. et Sipl.) Tzvel. _10_
Poa arctica R. Br. _10_

Здесь же, очевидно, следует упомянуть о _Diphasiastrum sitchense_ (Rupr.) Holub, приводившемся мною для Сихотэ-Алиня (Вышин, 1981). После изучения дополнительного материала, собранного в этом же районе, установлено, что данный образец следует относить к _Diphasiastrum alpinum_ (L.) Holub, таким образом, _D. sitchense_ необходимо исключить из флоры Сихотэ-Алиня.

Видов, имеющих в районе исследования северную границу ареала, гораздо меньше. Из них, на наш взгляд, заслуживают упоминания два: *Viola orientalis* (Maxim.) W. Beck. — *6*, *8*, *14* — и *Hieracium coreanum* Nakai — *9*, *10*, *13*. Первый из них мы собрали на северном для него пределе распространения — в бассейне р. Самарги (*6*), на сухом мелкощебнистом склоне южной экспозиции, занятым редкостойным низкобонитетным дубом по старой, плохо возобновляющейся гари, встречается изредка. Второй вид на северном пределе распространения был собран в ПП и БкП в истоках р. Тагэму (*9*), где встречался в отличие от более южных местонахождений уже наряду с *Senecio sichotensis* Kom., который далее на север полностью его вытесняет и занимает его экотопы. Следовательно, можно считать северную границу ареала *Hieracium coreanum* достоверно установленной и проводить ее по южному водоразделу бассейна р. Сукпай, левого притока р. Хор.

Выражаю благодарность В. Н. Ворошилову и В. С. Новикову за уточнение определения некоторых образцов растений.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. К ревизии флоры советского Дальнего Востока. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1972, вып. 83, с. 37. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Вышин И. Б.* Флористические находки на севере Приморского края. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1981, вып. 119, с. 28—30. — *Вышин И. Б.* Редкие виды сосудистых растений среднего Сихотэ-Алиня и задачи их охраны. — В кн.: Комаровские чтения, XXX. Владивосток, 1983, с. 29—39. — *Егорова Т. В.* Система и конспект рода *Kobresia* Willd. (*Cyperaceae*) флоры СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1983, т. 20, с. 67—94. — *Колесников Б. П.* Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1968. 104 с. — *Нечаев А. А.*, *Новиков В. С.* Новый вид ситника с Дальнего Востока. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1979, т. 84, вып. 4, с. 104—106. — *Пояркова А. И.* Род Бузульник — *Ligularia* Cass. — В кн.: Флора СССР, Т. 26. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 788—857. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 146 с. — *Харкевич С. С.*, *Буч Т. Г.*, *Якубов В. В.*, *Яшенкова Г. Ф.* Материалы к изучению флоры Аяно-Майского района Хабаровского края. — Нов. сист. высш. раст., 1983, т. 20, с. 203—224. — *Харкевич С. С.*, *Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Шеметова Н. С.* Флора и растительность прибрежных районов юга Дальнего Востока. — Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, нов. сер., 1975, т. 24 (127), с. 75. — *Шлотгауэр С. Д.* Флора и растительность Западного Приохотья. М.: Наука, 1978. 132 с.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 21 II 1984.

УДК 581.9 (571.6)

Бот. журн., т. 70, № 6

В. М. Старченко, Э. В. Бойко

МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЕРХНЕГО АМУРА

V. M. STARCHENKO, E. V. BOYKO. MATERIALS TO THE FLORA AND VEGETATION OF THE UPPER AMUR

Приводятся сведения о флоре и растительности окрестностей пос. Игнашино Сковородинского р-на Амурской обл. (Верхний Амур). Сообщается о новых местонахождениях 5 видов высших растений, из которых *Salsola australis* и *Batrachium aquatile* впервые указываются для флоры советского Дальнего Востока.

Изучение флоры и растительности Верхнего Амура началось в XIX в., когда в этом районе (реки Шилка, Аргунь, Газимур, Амазар) работали Н. С. Турчанинов, К. И. Максимович, Р. К. Маак, Г. И. Радде, Ф. Б. Шмидт, П. П. Глен, С. И. Коржинский (Бородин, 1908; Литвинов, 1909). Большое значение для изучения флоры бассейна Амура имеют исследования, проводившиеся в начале XX в. при строительстве Амурской железной дороги, и работы, осуществлявшиеся по инициативе Переселенческого управления (И. В. Новопокровский, Н. И. Кузнецов, И. М. Крашенинников, Р. И. Аболин, Г. И. Поплавская, В. Н. Сукачев). В 30-е годы ботанические изыскания в Забайкалье возобновила Л. П. Сергиевская. В 50—60-е годы флору и растительность по рекам Газимур, Шилке и Аргуни (на восток до с. Покровка Читинской обл.) изучали Л. П. Сергиевская, Г. А. Пешкова, М. М. Иванова. На территории советского Дальнего Востока от устья р. Большой Невер и ниже по течению Амура работали В. В. Липатова, В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, сотрудники Благовещенского государственного педагогического института. Участок по Амуру от р. Амазар до р. Большой Невер оказался вне поля зрения как сибирских, так и дальневосточных ботаников и практически не учитывался при составлении флористических сводок по Дальнему Востоку (Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1966, 1982) и Сибири (Пешкова, 1972; «Флора Центральной Сибири», 1979).

В 1977—1982 гг. мы проводили флористическое исследование в окрестностях пос. Игнашино Сковородинского р-на Амурской обл., расположенного на левом берегу р. Амур около устья р. Игнашинки. Изученная территория включает долину р. Амур от устья р. Магдаи до устья р. Урки (~20 км) и долину р. Игнашинки от ее устья до Игнашинского минерального источника (~10 км). Дважды проводился сбор растений в районе «Вятского утеса», расположенного примерно в 30 км от пос. Игнашино выше по течению Амура. Долина Амура на всем протяжении от р. Урки до р. Магдаи ограничена сопками. На участке от устья Урки до устья Томачи и от устья Игнашинки до устья Магдаи долина Амура расширена, а между реками Игнашинкой и Томачей и ниже устья Магдаи резко сужается, и южные каменистые склоны сопок здесь круто обрываются в воду. По Амуру между реками Магдаей и Амазар находится ряд островов, наиболее крупный из них — о. Сахалинский. При низком уровне воды в Амуре некоторые острова соединяются с берегом галечниковыми или илистыми отмелями. Долины рек Игнашинки и Томачи в основном заболочены. Местами эти реки подходят вплотную к сопкам, поросшим *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., и здесь долинные осоково-пушицевые болота сменяются моховыми.

На галечниковых и илистых отмелях обычно произрастают *Glyceria leptorhiza* (Maxim.) Kom., *Eleocharis palustris* (L.) Roem., *E. yokoscensis* (Franch. et Savat.) Tang et Wang, *Agrostis stolonifera* L., *Allium maximowiczii* Regel, *Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmel., *Deschampsia sukatschewii* (Popl.) Roshev., *Chenopodium aristatum* L., *Gueldenstaedtia verna* (Georgi) Boriss. Здесь же мы собрали единичные экземпляры *Senecio vulgaris* L., *Veronica peregrina* L., *Festuca pratensis* Huds. и в массе — *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link. На сухих лугах в долине р. Амур преобладают *Papaver amurense* (N. Busch) Tolm., *Cerastium arvense* L., *Myosotis suaveolens* Waldst. et Kit., *Thalictrum contortum* L., *Fragaria orientalis* Losinsk., *Rumex acetosella* L. и *R. thyrsiflorus* Fingerh., довольно часто встречаются *Iris humilis* Georgi, *Thermopsis lanceolata* R. Br., *Noccaea cochleariformis* (DC.) A. et D. Löve, *Gentiana squarrosa* Ledeb., *Viola dissecta* Ledeb., *Astragalus adsurgens* Pall., на незадернованных участках — *Artemisia palustris* L. Здесь же найдены редкие виды *Viola prionantha* Bunge, *V. ircutiana* Turcz.. *Gentiana pseudoaquatica* Kusn. Для более сырых высокотравных лугов в долине Амура характерны *Veratrum dahuricum* (Turcz.) Loes. fil., *Thalictrum minus* L., *T. simplex* L., *Aconitum kusnezoffii* Reichenb., *Rumex aquaticus* L., *Polygonum divaricatum* L., *Cirsium vlassovianum* Fisch., *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Serratula coronata* L., *S. centauroides* L.

Долинные осоково-пушицевые болота отличаются богатым видовым составом цветковых растений, из которых наиболее обычными являются *Thalictrum sparsiflorum* Turcz. ex Fisch. et Mey., *Aconitum macrorhynchum* Turcz. ex Ledeb., *Gentianopsis barbata* (Froel.) Ma, *Cardamine pratensis* L., *Trigonotis myosotidea* (Maxim.) Maxim., *Pedicluaris karoi* Freyn. Видовой состав цветковых растений моховых болот намного беднее. На сухих участках преобладают *Rhododendron parvifolium* Adam, *Betula fruticosa* Pall., на сырых — *Ranunculus lapponicus* L., *Peucedanum salinum* Pall. ex Spreng. (особенно вблизи Игнашинского минерального источника), *Carex chordorrhiza* Ehrh., *Caltha sibirica* (Regel) Makino, виды родов *Juncus* и *Luzula*.

Вершины береговых скал и склонов у Амура покрыты *Pinus sylvestris* L. с подлеском из *Rhododendron dauricum* L., *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz., *Duschekia* *ruticosa* (Rupr.) Pouzar, реже—смешанными лесами с преобладанием *Betula platyphylla* Sukacz. На открытых песчаных склонах постоянно встречаются *Stellaria cherleriae* (Fisch. ex Ser.) F. Williams, *S. dichotoma* L., *Iris uniflora* Pall. ex Link, *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz., *Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg., *Bupleurum sibiricum* Vest, *Thesium refractum* C. A. Mey., *Lilium pumilum* Delile, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Scorzonera austriaca* Willd. Только в двух местах по береговым откосам найдены популяции *Oxytropis muricata* (Pall.) DC., ближайшие местонахождения которого отмечены в Прибайкалье. Для каменистых склонов и россыпей, помимо видов, перечисленных выше, характерны *Erysimum amurense* Kitag., *Delphinium grandiflorum* L., *Sedum middendorfianum* Maxim., *Eritrichium incanum* A. DC., *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv., *Melica turczaninowiana* Ohwi, *Youngia tenuifolia* (Willd.) Babc. et Stebb., *Thymus dahuricus* Serg. Здесь же встречена довольно крупная популяция *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. В нижней части сырых затемненных скал найдены *Aquilegia viridiflora* Pall., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Camptosorus sibiricus* Rupr., *Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring, *Parietaria micrantha* Ledeb.

Ряд интересных растений собран в районе «Вятского утеса». На узких каменистых площадках утеса в массе произрастает *Allium altaicum* Pall., по каменисто-щебнистым осыпям — *Dontostemon integrifolius* (L.) C. A. Mey., *Polygonum valerii* A. Skvorts., *Poa stepposa* (Kryl.) Roshev. и *Papaver rubro-aurantiacum* (Fisch. ex DC.) Lundstr., который также найден на щебнистых осыпях в устье р. Магдаи. Рядом с «Вятским утесом» по склонам с *Malus baccata* (L.) Borkh. и *Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg. обнаружены *Dictamnus dasycarpus* Turcz., *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk., *Cleistogenes kitagawae* Honda.

Собранный нами гербарий насчитывает 592 вида, относящихся к 303 родам и 86 семействам (Бойко, Старченко, 1984). Наибольшим числом видов представлены семейства *Asteraceae* (72), *Poaceae* (45), *Ranunculaceae* (42), *Rosaceae* (38), *Cyperaceae* (35), *Brassicaceae* (24), *Apiaceae* (20) и роды *Carex* (23), *Artemisia* (16), *Polygonum* (11), *Salix* (11), *Viola* (10), *Poa* (10), *Ranunculus* (9). К рудеральной флоре можно отнести 60—65 видов, преимущественно из семейств *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*. Очень мало адвентивных видов, что, по-видимому, связано с удаленностью поселка от других населенных пунктов.

В окрестностях пос. Игнашино мы выявили 11 видов, новых для флоры советского Дальнего Востока, это: *Agropyron pectinatum*, *Allium altaicum*, *Carduus dahuricus* (Aren.) Kazmi, *Gentiana pseudoaquatica*, *Geum urbanum* L., *Lappula consanguinea* (Fisch. et Mey.) Guerke, *Oxytropis muricata*, *Papaver rubro-aurantiacum*, *Pedicularis karoi*, *Scorzonera austriaca*, *Serratula centauroides*, и ряд видов, новых или редких для флоры Верхнего Амура (Бойко, Старченко, 1981, 1982, 1984; Павлова, 1981; Старченко, Бойко, 1982; Горовой и др., 1983). Кроме того, отмечены следующие растения.

Salsola australis R. Br. — Берег р. Амур, часто, 31 VIII 1981. Новый для флоры советского Дальнего Востока вид, близкий *S. collina* Pall., который также часто встречается в окрестностях пос. Игнашино. *S. australis* отличается от *S. collina* прицветными листьями и прицветничками, отклоненными от оси соцветия, и строением плода. У *S. australis* ширина плода равна или слегка превышает высоту, выросты при плодах хорошо развиты и горизонтально отклонены.

Batrachium aquatile (L.) Dumort. — Старица в пойме р. Игнашинки, 17 VIII 1980. Этот вид рода *Batrachium* известен из Западной и Восточной Сибири и Северной Монголии («Флора Центральной Сибири», 1979; Грубов, 1982). Для флоры советского Дальнего Востока приводится впервые.

Batrachium circinatum (Sibth.) Spach. — Мелкие стоячие водоемы в пойме р. Томачи, 31 VIII 1981. Широко распространен в Центральной и Восточной Сибири («Флора Центральной Сибири», 1979). Отмечен для флоры советского Дальнего Востока (Верхний Амур) Ворошиловым (Ворошилов, 1982). Наша находка подтверждает наличие этого вида на Верхнем Амуре.

Вообще определение видов рода *Batrachium* вызывает трудности из-за недостаточно разработанной системы рода, особенно для сибирских и дальневосточных видов. При определении наших растений были просмотрены сборы по роду *Batrachium*, имеющиеся в Гербариях Новосибирска (NS), Москвы (MHA) и Ленинграда (LE).

Camelina microcarpa Andrz. — Луг в пойме р. Амур, часто, 22 VI 1982. Вид широко распространен в Сибири, где встречается на полях и залежах; приводится Ворошиловым (1982) для Приморья. В окрестностях пос. Игнашино рыжик мелкоплодный является часто встречающимся сорняком.

Lamium album L. — Пойма р. Томачи, 21 VI 1982; сырой лес в долине р. Игнашинки, 16 VIII 1982. Обычное для многих районов Сибири растение, произрастающее в пойменных кустарниковых зарослях или являющееся сорным («Флора Центральной Сибири», 1979). Указывается Ворошиловым как заносное для Южного Амура (Ворошилов, 1982), для Верхнего Амура приводится впервые.

В окрестностях пос. Игнашино произрастают растения, которые А. Л. Тахтаджян (1978) приводит в качестве примеров эндемичных видов Маньчжурской флористической провинции: *Leptopyrum fumarioides* (L.) Reichenb., *Clematis hexapetala* Pall., *Paeonia lactiflora* Pall., *Spiraea elegans* Pojark., *Linum amurense* Alef., *Geranium maximowiczii* Regel et Maack, *Syringa amurensis* Rupr., *Scabiosa lachnophyla* Kitag., *Veratrum ussuriense* (Loes. fil.) Nakai.

На основании результатов наших флористических работ этот список можно дополнить, включив в него виды, обычные для кедрово-широколиственных лесов маньчжурской флоры и имеющие в бассейне верхнего течения р. Амур западную границу ареала: *Schisandra chinensis*, *Aquilegia oxysepala* Trautv. et Mey., *Circaea mollis* Siebold et Zucc., *Trigonotis radicans* (Turcz.) Stev., *Eritrichium incanum* A. DC., *Angelica cincta* Boissieu (Старченко, Бойко, 1982; Горовой и др., 1983). Анализ видового состава растений окрестностей пос. Игнашино показывает, что данную флору можно отнести к флоре Маньчжурской провинции Восточноазиатской области (Тахтаджян, 1978).

В заключение следует отметить, что целый ряд растений, произрастающих в окрестностях пос. Игнашино, занесен в Красную книгу СССР («Редкие и исчезающие виды. . .», 1981) и Красную книгу советского Дальнего Востока (Харкевич, Качура, 1981). К ним относятся *Cheilanthes argentea* (S. G. Gmel.) G. Kunze, *Cypripedium calceolus* L., *C. macranthon* Sw., *C. guttatum* Sw., *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam., *Lilium pensylvanicum* Ker-Gawl., *L. pumilum* Delile, *Paeonia lactiflora*, *Schisandra chinensis*, *Trapa natans* L. Мы считаем, что к этому списку растений, нуждающихся в охране на территории советского Дальнего Востока, необходимо добавить *Aquilegia viridiflora*, *Oxytropis muricata*, *Papaver rubroaurantiacum*, *Allium altaicum*, *Viola ircutiana*.

ЛИТЕРАТУРА

Бойко Э. В., Старченко В. М. Флористические находки в бассейне Амура. — Изв. СО АН СССР, сер. биол., 1981, № 10, вып. 2, с. 3—7. — *Бойко Э. В., Старченко В. М.* Флористические находки в бассейне реки Амур. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1301—1305. — *Бойко Э. В., Старченко В. М.* Флора окрестностей пос. Игнашино (Верхний Амур). Тихоокеан. ин-т биоорган. химии ДВНЦ АН СССР. Владивосток. Деп. в ВИНИТИ, № 5998-84. Деп. 8 VIII 1984. — *Бородин И.* Коллекторы и коллекции во флоре Сибири. СПб.: Типография Акад. наук, 1908. 245 с. — *Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И.* Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 491 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Горовой П. Г., Бойко Э. В., Старченко В. М.* Распространение представителей семейства *Umbelliferae* на западе Амурской области. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 5, с. 641—643. — *Грубов В. И.* Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 442 с. — *Литвинов Д.* Библиография флоры Сибири. СПб.: Типография Акад. наук, 1909. 458 с. — *Павлова Н. С.* О распространении и таксономии некоторых *Fabaceae* Дальнего Востока. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 424—427. — *Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 207 с. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. акад. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1981. 265 с. — *Старченко В. М., Бойко Э. В.* Флористические находки на западе Амурской области. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 3, с. 368—372. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Флора* Центральной Сибири. Тт. 1—2. Новосибирск: Наука, 1979. 1047 с. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 231 с.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 23 V 1983.

УДК 582.394.75 (477.75) Бот. журн., т. 70, № 6

В. Н. Голубев, А. В. Сазонов, А. В. Ена

НАХОДКА *CHEILANTHES PTERIDIOIDES* (*SINOPTERIDACEAE*) В КРЫМУ

V. N. GOLUBEV, A. V. SAZONOV, A. V. YENA.

A FINDING OF *CHEILANTHES PTERIDIADES* (*SINOPTERIDACEAE*) IN THE CRIMEA

Впервые в Крыму обнаружен редкий папоротник *Cheilanthes pteridioides* на интрузивной, вулканического происхождения горе Аю-Даг, среди глыб габбро-диабаза, на продуктах его выветривания в числе 12 дерновин. Местообитание расположено на высоте 310—360 м над ур. м. на южном склоне, где развит редкостойный лес из *Juniperus excelsa* с *Elytrigia nodosa*, *Bothriochloa ischaemum*, *Achnatherum bromoides*. Находка увеличивает число фактов, подтверждающих средиземноморский характер флоры горного Крыма.

Род краекучник *Cheilanthes* Sw. содержит до 100 видов, произрастающих в теплых зонах северного и южного полушарий (Гроссгейм, 1939). Во флоре СССР встречаются всего лишь 4 вида краекучника (Фомин, 1934), являющихся типичными литофитами, произрастающими в трещинах скал, особенно известняковых. Два вида распространены в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, а два других тяготеют к области Древнего Средиземноморья — Кавказу и Средней Азии. До сих пор в Крыму был известен только *Ch. persica* (Bory) Mett. ex Kuhn из одного местообитания (выше Ялты, в горно-лесном заповеднике, на левом берегу речки Алуницы, притока р. Яузлар, по расщелинам известняка, в редкостойном лесу из *Juniperus excelsa*,[1] в котором встречаются *Bothriochloa ischaemum*, *Achnatherum bromoides*, *Cleistogenes serotina*, *Melica taurica*, *Asphodeline lutea*, *Ruscus ponticus* и др.). Это средиземноморско-ирано-туранский вид, ксеромезофит и сциогелиофит. Второй вид краекучника *Cheilantes pteridioides* (Reichard) C. Chr. тоже является средиземноморским, и в СССР он зафиксирован всего в двух местообитаниях в Дагестане (Гроссгейм, 1939) и в Горной Туркмении — в Джебеле (Фомин, 1934). По данным Гроссгейма (1939), он растет в трещинах затененных известняковых скал.

В процессе наших стационарных эколого-биологических исследований на Аю-Даге авторы весной 1984 г. нашли *Ch. pteridioides* на южном склоне данного интрузивного горного массива крутизной от 20 до 30° среди габбро-диабазовых блоков разной величины, погруженных в продукты выветривания этой изверженной породы — мелкозем и дресву, густо поросших травянистой растительностью. Местами каменные глыбы образуют нагромождения, где поверхностные наслоения мелкозема отсутствуют, и растения встречаются единично или очень разреженно. В общей сложности на выходы скальной породы, каменистые глыбы и осыпи в пределах 2.5 га приходится до 60—65 % площади, а на древесно-кустарниковую и травянистую растительность — соответственно до 35 и 40 %. Участок расположен на высоте от 310 до 360 м над ур. м. Нижняя его граница резко обрывается вертикальным отвесом к морю.

Доминирующим типом растительности участка является сильно разреженный высокоможжевеловый лес из *Juniperus excelsa* с примесью *J. oxycedrus*, *Pistacia mutica*, *Fraxinus oxycarpa*, *Celtis glabrata*, *Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Paliurus spina-christi*, *Coronilla emeroides*, *Jasminum fruticans*, *Rhus coriaria*, *Cistus tauricus*. На мелкоземе между камней травяной покров достигает 100 %-ного проективного покрытия. Доминирующими видами являются *Elytrigia nodosa*, *Poa sterilis*, *Achnatherum bromoides*, *Cleistogenes serotina*. Существенно участие *Bothriochloa ischaemum* (cop.$_1$). Из полукустарничков встречаются *Teucrium chamaedrys* (sp.—cop.$_1$), *T. polium* (sp.), *Alyssum calycocarpum* (cop.$_1$). Помимо доминантов, в состав входят длительновегетирующие травы *Asparagus verticillatus* (sp.), *Carex hallerana* (sol.—sp.), *Centaurea salonitana* (sol.), *C. sterilis* (sol.), *Convolvulus cantabrica* (cop.$_1$), *Dactylis glomerata* (sp.), *Dianthus marschallii* (sp.—cop.$_1$). *Euphorbia rigida* (sol), *Fibigia clypeata* (sp.), *Galium mollugo* (cop.$_1$), *Hypericum perforatum* (sp.), *Melandrium album* (sp.), *Melica taurica* (sp.), *Oberna*

---

[1] Латинские названия растений приводятся по С. К. Черепанову (1981).

cserei (sp.), *Potentilla semilaciniata* (sp.), *Stachys angustifolia* (sp.), *S. germanica* (sol.—sp.). Весьма многообразны поликарпики-эфемероиды *Allium sphaerocephalon* (sol.), *Arum elongatum* (sol.—sp.), *Crocus angustifolius* (cop.$_2$), *Hordeum bulbosum* (sol.—sp.), *Muscari racemosum* (sp.—cop.$_1$), *Ornithogalum ponticum* (sol.—sp.), *Poa bulbosa* (cop.$_1$), *Steptorhamphus tuberosus* (sp.). Многолетними монокарпиками являются *Pimpinella peregrina* (sp.), *Seseli gummiferum* (sol.—sp.) и *Tragopogon dubius* (sp.). Наиболее богата видами группа однолетних эфемеров, в подавляющем числе озимых: *Anagallis arvensis* (sol.), *Anisantha sterilis* (sp.), *Aphanes arvensis* (sp.), *Arabidopsis thaliana* (sp.), *Arenaria serpyllifolia* (cop.$_{1-2}$), *Avena barbata* (sol.), *A. persica* (sp.), *Bromus mollis* (sp.), *Carduus cinereus* (sol.—sp.), *Cerast um glutinosum* (cop.$_{1-2}$), *C. tauricum* (sol.), *Crucianella angustifolia* (sp.), *Crupina vulgaris* (sp.), *Cynosurus echinatus* (sp.), *Dasypyrum villosum* (sp.), *Fumaria schleicheri* (sol.), *Galium aparine* (sp.), *Geranium columbinum* (sp.), *G. purpureum* (sp.), *Lamium amplexicaule* (sol.), *Legousia hybrida* (cop.$_1$), *Lolium loliaceum* (cop.$_1$), *Myosotis ramosissima* (sp.—cop.$_1$), *Orlaya daucoides* (cop.$_1$), *Orobanche oxyloba* (sol.), *Papaver dubium* (sp.), *Scandix australis* (sol.), *Sedum pallidum* (cop.$_1$), *Sherardia arvensis* (sp.), *Taeniatherum crinitum* (sp.), *Theligonum cynocrambe* (sp.—cop.$_1$), *Trifolium arvense* (cop.$_1$), *T. campestre* (cop.$_2$), *T. subterraneum* (sp.), *Veronica cymbalaria* (sol.), *V. hederifolia* (sp.), *Vicia cordata* (sp.), *V. dasycarpa* (sp.), *V. lathyroides* (sp.), *Vulpia ciliata* (sp.), *Xeranthemum cylindraceum* (cop.$_{1-2}$), *Zacintha verrucosa* (sol.). В скальной породе развивается целый ряд папоротников, не считая *Cheilanthes pteridioides*, — *Asplenium billotii* (sol. gr.), *A. trichomanes* (sp.), *A. septentrionale* (sp. gr.), *Ceterach officinarum* (sp.). Этот весьма полный список видов синтаксона свидетельствует о средиземноморском характере растительности. Она может быть отнесена к ассоциации Juniperus excelsa [+Pistacia mutica] — Paliurus spina-christi — Elytrigia nodosa [+Poa sterilis+Achnatherum bromoides+Cleistogenes serotina] — ephemeretum. *Cheilanthes pteridioides* обнаружен по периметру четырех каменных глыб, прижатый к их вертикальным стенкам, с внешней стороны граничащий с густым травяным покровом. Всего найдено 12 больших куртин от 20 до 10 см дл. Это среднекорневищное растение с косо вверх поднимающимися осями корневища, лежащего на поверхности почвы, ветвящегося дихотомически, с обильными довольно тонкими и короткими (до 5 см) придаточными корнями, покрытыми густыми рыжими волосками наподобие чехла. На разветвлениях корневища терминально формируются вертикально поднимающиеся вайи, ближе к верхушке несущие многократно перисто-рассеченную пластинку. Наблюдения и анализы показывают, что имеют место две генерации вай — весенняя и осенняя. Некоторые вайи весенней генерации способны перезимовывать в зеленом состоянии и отмирают они в апреле—мае. Спороношение у весенних вай наблюдается в июне—июле. Осенние вайи зимуют и в весеннее время — в апреле—мае — спороносят. Таким образом, краекучник орляковый по продолжительности жизни вай и способу перезимовки следует относить как к собственно вечнозеленым, так и к летне-зимнезеленым растениям, а по характеру спороношения — с двумя периодами спороношения: средне-поздневесенним и ранне-среднелетним.

Относительно светового режима развития краекучника орлякового необходимо ввести некоторую поправку по сравнению с литературными данными. Произрастает он на Аю-Даге в условиях довольно интенсивного освещения. Лишь соседние травы слегка защищают его от прямых солнечных лучей. Стенки камней западной ориентации характеризуются значительным перерывом инсоляции, особенно в период самого сильного среднедневного освещения. Но растет краекучник орляковый и вдоль стенок южной и восточной ориентации. На северных же стенках совсем отсутствует. Все это говорит о гелиофитной и в значительной мере теплолюбивой ксерической природе папоротника, что соответствует его средиземноморскому ареалу.

Среди спутников краекучника орлякового надо особо отметить *Theligonum cynocrambe*, обильно здесь развитый, поднимающийся на самую большую высотную ступень Аю-Дага. В других местах Аю-Дага этот островной и прибрежный средиземноморский вид обитает значительно ниже. На юго-восточной окраине участка с краекучником орляковым произрастает другой островной и прибрежно-морской папоротник *Anogramma leptophylla* — чрезвычайно редкий вид, который здесь недавно найден в дополнение к уже известным пунктам (Голубев и др., 1984). В непосредственном соседстве с местообитанием *Cheilanthes pteridioides* под пологом леса из *Juniperus excelsa* обильно представлена *Arabis verna*, как и *Anogramma leptophylla*, средиземноморский вид. Из перечисленных выше видов вместе с краекучником орляковым обитают также средиземноморские виды: *Carex hallerana*, *Crucianella angustifolia*, *Euphorbia rigida*, *Veronica cymbalaria*, *Vulpia ciliata*, *Zacintha verrucosa* и др.

Находка в Крыму краекучника орлякового представляется интересным ботанико-географическим фактом, еще раз свидетельствующим о средиземноморском характере его флоры, о существовании тесных флористических связей стран западного и восточного Средиземноморья, причем эти связи осуществляются через многочисленные виды, что в значительной степени повышает достоверность сделанных в литературе выводов, получающих здесь дополнительные обоснования.

Краекучник орляковый может быть использован и в практических целях. Он успешно зарекомендовал себя в качестве декоративного вида в экспозициях на каменных горках в Средней Европе (Maatsch, 1956).

ЛИТЕРАТУРА

Голубев В. Н., *Ена А. В.*, *Сагонов А. В.* О новых находках *Anogramma leptophylla* (*Hemionitidaceae*) в Крыму. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 550—553. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа, изд. 2-е, т. 1. Баку: Изд-во АзФан, 1939. 402 с. — *Фомин А. В.* Класс I. Папоротниковые — *Filicales*. В кн.: Флора СССР. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 16—100. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Maatsch R.* Pareys illustriertes Gartenbaulexikon. Bd 1. Berlin—Hamburg: Paul Parey, 1956. 645 S.

Никитский государственный ботанический сад,
Ялта.

Получено 29 V 1984.

УДК 581.527.7 (470.311)

Бот. журн., т. 70, № 6

М. С. Игнатов, В. В. Макаров

ДОПОЛНЕНИЕ К АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

M. S. IGNATOV, V. V. MAKAROV. A SUPPLEMENT TO THE ADVENTIVE FLORA OF MOSCOW DISTRICT

Приводятся данные о новых и очень редких для Московской обл. адвентивных видах сосудистых растений.

Несмотря на то что адвентивная флора Московской обл. сравнительно хорошо изучена, находки новых видов на ее территории продолжаются. В настоящей статье сообщается о находках новых и очень редких для Московской обл. адвентивных видов, а также о быстром распространении некоторых из них. Сборы авторов хранятся в Гербарии Главного ботанического сада АН СССР (MHA).

Puccinellia gigantea (Grossh.) Grossh. (Н. Н. Цвелев подтвердил наше определение). — Солончаковый вид южных районов СССР. Отмечался в качестве заносного в ряде мест севернее Московской обл.: Калининская обл. (Маевский, 1964), города Рига и Киров (Цвелев, 1974), Удмуртская АССР (Ефимова и др., 1981). Небольшая группа растений найдена в Москве, поблизости от Ярославской железной дороги, на рекультивируемых землях у парка Сокольники, 29 VIII 1981.

Festuca arundinacea Schreb. — Один из наиболее крупных видов овсяницы, изредка высевающийся в качестве кормовой культуры. Найден одичавшим в ряде мест Талдомского р-на (деревни Бобылино, Павловичи) около полей, а также по обочинам шоссе, в кюветах, по сырым колеям проселочных дорог. Несмотря на то что этот вид начали высевать здесь, по-видимому, недавно, его

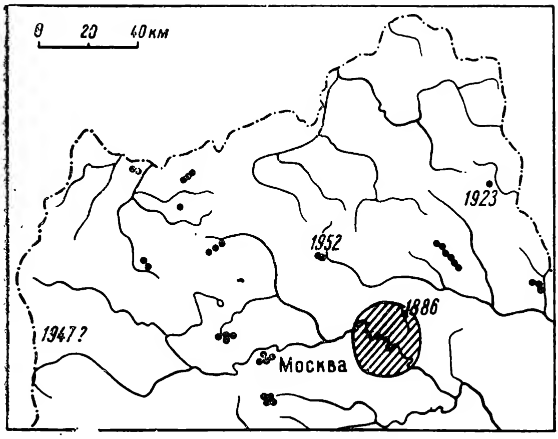


Рис. 1. Распространение *Stellaria uliginosa* в северных и западных районах Московской обл.

1886, *1923*, *1952* — даты первых обнаружений вида. *1947*? — указание С. С. Левицкого (1949), не подтвержденное гербарным материалом. *Точками* обозначены новые находки авторов в 1982—1983 гг.

можно найти во многих местах, где он быстро распространяется. Кроме того, *F. arundinacea* был встречен близ деревень Павельцово Можайского р-на (15 VIII 1984) и Селково Загорского р-на (25 VIII 1984) по обочинам дорог, причем необходимо отметить, что полей, где бы это растение высевали, поблизости не было.

Stellaria uliginosa Murr. (*S. alsine* Grimm). — До недавнего времени находки этого вида в Московской обл. были единичными, и он указывался в работах, посвященных редким видам (Тихомиров, 1959; Тихомиров и др., 1971; Игнатов, 1984). Однако наблюдения 1983 г. в северных и западных районах области выявили его быстрое распространение. О том, что происходит именно распространение вида, а не просто обнаруживаются не известные ранее его местонахождения, свидетельствуют: 1) многочисленность находок; 2) приуроченность вида к лесным дорогам; 3) его обилие на недавно проложенных дорогах, иногда на протяжении нескольких километров; 4) находки в местах, хорошо изученных ранее в ботаническом отношении (Звенигородская биостанция Московского государственного университета, флора которой была опубликована, — Барсукова, Пятковская, 1967; окрестности оз. Глубокого Рузского р-на). На юго-западе Калужской обл. (Жиздринский р-н, 15 км юго-западнее г. Жиздра) этот вид мы также встретили в массе по лесным дорогам, что несомненно указывает на его недавнее распространение здесь.

В местонахождениях близ дер. Чашниково и восточнее г. Загорска (на рис. 1 — это *1952* и *1923* соответственно) *S. uliginosa* указывался (в статье В. Н. Тихомирова, 1959, и по гербарным этикеткам Н. А. Ивановой в Гербарии Московского университета) для болотистых лесов, ручьев, болотистых днищ оврагов, ключей, сырых опушек и т. п. По устному сообщению Н. Б. Октябревой, в районах Московской Мещеры этот вид растет в аналогичных местообитаниях.

В Калининской и Владимирской областях, судя по гербарным этикеткам, *S. uliginosa* растет близ болот и ключей, т. е. также в первичных, не нарушенных человеком местообитаниях. В противоположность этому, почти везде, где мы встречали *S. uliginosa*, этот вид рос во вторичных и крайне однообразных местообитаниях: по сырым лесным дорогам, часто в местах с многочисленными лужами. Обычные спутники *S. uliginosa* — *Ranunculus flammula* L., *Alopecurus geniculatus* L., *Agrostis stolonifera* L. Лишь изредка наблюдали захождение *Stellaria uliginosa* с дорог в естественные растительные сообщества с несомкнутым травостоем, обычно на открытую торфянистую почву: вдоль ручьев, по берегам озер, по ложам стока весенних вод и другим местам, однако во всех случаях не возникало сомнений, что этот вид проник сюда недавно с лесных дорог. Таким образом, *S. uliginosa* — вид, распространенный на востоке и северо-востоке Московской обл. издавна, в последнее время начал быстро расширять свой ареал к югу и западу, так что в большинстве мест Московской, а также в Калужской областей он в настоящее время может считаться адвентивным. Причины столь быстрого, «взрывообразного» распространения *S. uliginosa*, однако, совершенно неясны, так как биотопы, по которым он распространяется, существуют издавна.

Lunaria annua L. — Южно-европейский вид, разводится как декоративный, дичает, во многих странах Западной Европы и на Кавказе натурализовался.

В 1983 г. мы обнаружили небольшие группы *L. annua* в двух местах: 1) по соединительной ветке между Белорусским и Савеловским вокзалами; 2) на ст. Лобня Савеловской железной дороги. Во втором месте растения *L. annua* развивали зрелые семена (в середине июля), несмотря на весьма неблагоприятные условия: они росли вблизи платформы и на них воздействовал горячий воздух от тормозящих электричек. В 1984 г. в обоих местах наблюдалось дальнейшее распространение *L. annua*. Кроме того, растения этого вида были обнаружены в большом числе в старых, сильно заросших палисадниках (очевидно, одичали из культуры) на Рублевском шоссе.

Sisymbrium austriacum Jacq. — Европейский вид, отмеченный в СССР пока только в г. Мукачево (Котов, 1979) и на Дальнем Востоке (Нечаева, 1976). Мы нашли одно растение в Москве, на Ленинских Горах, во дворе больницы Академии наук СССР, в трещине асфальта, цветущее и с незрелыми плодами, 5 VI 1983. *S. austriacum* — крайне полиморфный вид, который отличается от других видов рода *Sisymbrium* флоры СССР (особенно от наиболее сходного с ним габитуально *S. loeselii*) главным образом отсутствием опушения (как у найденного в Москве экземпляра) или коротким, мягким опушением (как у экземпляров с Дальнего Востока), короткими стручками (не более 3 см), длинным столбиком при зрелых стручках (1—2, а у *S. loeselii* 0.5—1 мм) и менее рассеченными листьями (нижние стеблевые листья обычно цельные).

Vicia picta Fisch. et Mey. — Вид черноземной полосы, ранее в качестве заносного не отмеченный. Собран В. Д. Бочкиным, этикетка вида: «Москва, Текстильщики, Грайворонская ул., заросший газон, 10 VII 1983», в цвету.

Impatiens glandulifera Royle. — Этот вид хотя и отмечен в одичавшем состоянии в Московской обл. еще в 20-х годах, но быстро распространяться он начал сравнительно недавно, по-видимому, только в последние 10—15 лет. В настоящее время его можно встретить во многих городах и поселках, где он растет (обычно в массе) близ домов, на пустырях, кладбищах, в канавах и других сырых местах. Произрастая вблизи железной дороги, *I. glandulifera* иногда «выходит» прямо на ж.-д. полотно, причем даже на высокие и весьма сухие насыпи, где он продолжает расселяться, принимая необычную форму — менее 30 см выс., всего с несколькими цветками и листьями. Кроме того, *I. glandulifera* проникает и в естественные сообщества: как в несомкнутые (ивняки по берегу р. Москвы, где он стал обычным растением, по крайней мере от г. Можайска до устья р. Истры), так и в сомкнутые (густые заросли *Carex acuta* L. на ключевых болотцах в пойме, где вода постоянно стоит на поверхности). Здесь же и по ивнякам, и среди *C. acuta* отмечен еще один адвентивный вид — *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray, который по широте своей экологической амплитуды и темпам распространения сходен с *Impatiens glandulifera*.

Chaerophyllum temulum L. — Вид, распространенный в СССР преимущественно в южных и западных районах, известный в качестве заносного в Ленинградской обл. (Гусев, 1968). Найдено одно растение в Москве, на Ленинском проспекте, на газоне под старыми липами.

Salvia aethiopis L. — Вид черноземной полосы, ранее в работах, посвященных адвентивной флоре, не указывался. Мы нашли одно нецветущее (конец сентября) мощное растение с несколькими розеточными побегами на старой малоиспользуемой ж.-д. ветке между станциями Маленковская и Москва-3 Ярославской железной дороги. Не исключено, что путем вегетативного размножения этот вид закрепится в месте заноса.

Phyteuma spicatum L. — Еще в конце XIX в. этот вид был найден одичавшим в парке Петровской академии (ныне Тимирязевская сельскохозяйственная академия) в Москве. Он приводился под этим названием во «Флорах» Н. Н. Кауфмана (1889) и Д. П. Сырейщикова (1910). А. Н. Петунников (1900) ошибочно отнес эти растения к *Ph. nigrum* F. W. Schmidt, и эта ошибка вошла во все издания «Флоры средней полосы. . .» П. Ф. Маевского и повторялась вплоть до последних сводок по европейской части СССР (Федоров, 1978). *Ph. spicatum* недавно был вновь найден в этом парке Г. И. Пешковой. Есть основания полагать, что это не повторный занос из культуры, а потомки растений, одичавших здесь более 100 лет назад. И так же, как и 100 лет назад, они растут в весьма незначительном количестве: несколько десятков особей на задернованном, регулярно скашиваемом газоне и среди кустов сирени. Кроме этого, *Ph. spicatum* найден в большом количестве в парке близ усадьбы Валуево Ленинского р-на. *Ph. spicatum* — это массовый, хотя и сравнительно безвредный сорняк, встречающийся на некоторых участках в Главном ботаническом саду АН СССР.

Ambrosia trifida L. — Карантинный сорняк, отмеченный уже во многих областях страны, в том числе по железной дороге в Московской обл. (Октябрева и др., 1978). Мы нашли одно растение этого вида в цветнике в Москве, на Ленинском проспекте. Уж в конце мая растение было достаточно развито, более 30 см выс.

Aster sect. *Genuini* Nees. — Группа американских многолетних астр, хорошо известная благодаря тому, что виды, в нее входящие, широко культивируются. Вместе с тем легкость гибридизации в культуре и успешное вегетативное размножение гибридных клонов сделали эту группу, уже крайне сложную в таксономическом отношении даже у себя на родине — в Северной Америке, еще более запутанной в этом плане. P. Yeo (1976) в обработке для «Flora Europaea» был вынужден признать, что далеко не всегда можно точно определить растения этой группы. В данной статье, во-первых, мы хотим обратить внимание на данную группу (о том, что внимания ей уделяется явно недостаточно, свидетельствует немногочисленность сборов в гербариях, особенно в последние десятилетия, когда эти астры в одичавшем состоянии по крайней мере в Московской обл. встречаются в массе); во-вторых, хотим отметить, что дичающие растения относятся явно не к одному виду *A. salignus* Willd., который только и приводится для средней полосы европейской части СССР (Маевский, 1964).

В европейской литературе существует два понимания объема вида этой группы астр: 1) согласно традиционному подходу (Rothmaler, 1961; Morariu, Nyárády, 1964; Jávorka-Csapody, 1975), различаются 6—8 видов; 2) Yeo (1976) признает 3 вида: *A. laevis* L., *A. novi-belgii* L., *A. lanceolatus* Willd. и 2 гибрида: *A.*×*salignus* (*A. novi-belgii*×*A. lanceolatus*), *A.*×*versicolor* Willd. (*A. novi-belgii*×*A. laevis*). Основным отличием второй обработки, из которой исходим и мы, является несколько иное понимание объема *A. novi-belgii*, меняющее всю систему группы.

В Московской обл. из вышеперечисленных видов и их гибридов пока неизвестен только *A. laevis*. Большинство растений относится к *A. lanceolatus* и *A. novi-belgii*. Оба эти вида появились у нас около 100 лет назад; наиболее ранние сборы из Московской обл. (по Гербарию МГУ) *A. novi-belgii*: «Горенки, одичалое, в старом парке, 3 VIII 1911, А. Петунников»; «Звенигородский уезд, Архангельское, в вековом сосново-лиственном парке, одичалое, часто, 16 IX 1920, А. Асс»; *A. lanceolatus*: «Кузьминки, 6 VIII 1907, А. Петунников»; «имение Кузьминки Московской губернии и уезда по берегу пруда, 11 XI 1916, П. Смирнов». Растения самого раннего сбора с этикеткой: «На опушке лиственных лесов, в множестве, Воронцово (Подольский р-н), 6 VIII 1892, П. В. Сюзев» имеют промежуточные признаки между *A. novi-belgii* и *A. lanceolatus*. Оба эти вида встречаются и поныне: они довольно хорошо различаются по своим местообитаниям и обилию: *A. novi-belgii* всегда был значительно менее распространен и приурочен главным образом к паркам, тогда как *A. lanceolatus* в массе растет по пустырям, канавам, близ дорог, на сорных местах, а иногда — также по берегам рек и ручьев. Промежуточные формы между этими видами есть, но их немного, причем таких, которые можно было бы уверенно отнести к *A.*×*salignus*, — считанные единицы. *A.*×*versicolor* появился у нас много позже; первый сбор его: «Калининский район, в 500 м западнее деревни Михайловское, в придорожной канаве, 8 IX 1957, Я. Старобогатов». В настоящее время *A.*×*versicolor* часто разводится и растения продаются на рынках (в отличие от малодекоративных *A.*×*salignus*, *A. lanceolatus*), а в одичавшем состоянии пока редок, мы нашли его только в двух местах (близ ст. Окружная Савеловской железной дороги и у ограды Главного ботанического сада, рядом со старым кладбищем).

Для упомянутых дичающих видов астры можно привести следующий ключ для определения (см. также рис. 2).

1. Листочки обертки травянистые, до 2—3 мм шир. и до 10 мм дл. Корзинки немногочисленные, соцветие щитковидное. Нижние листья на широко-

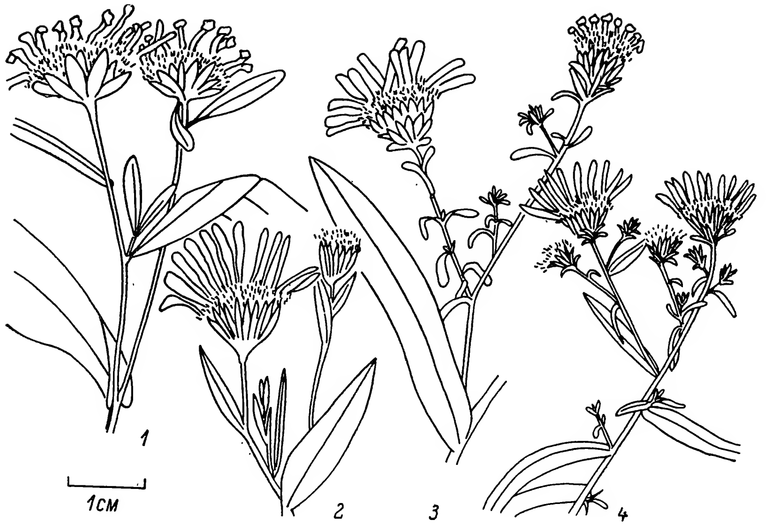


Рис. 2. *Aster novi-belgii* (*1*), *A.×salignus* (*2*), *A.×versicolor* (*3*) и *A. lanceolatus* (*4*).
Рисунки сделаны с гербарных образцов, собранных авторами в Московской обл.

крылатом черешке, в основании расширяющемся и охватывающем стебель; листья не кожистые . . . . *A. novi-belgii.*

— Листочки обертки менее 2 мм шир. и менее 7 мм дл. Корзинки многочисленные, соцветие метельчатое. Листья сидячие, более или менее кожистые . . . . 2.

2. Листочки обертки образуют 2—3 хорошо выраженных ряда разной высоты. Корзинки на веточках с многочисленными мелкими листьями одинакового размера. Язычковые цветки обычно ярко-фиолетовые . . . . *A.×versicolor.*

— Листочки обертки не образуют выраженных рядов. Корзинки на веточках с листьями, значительно увеличивающимися от корзинок к стеблю. Язычковые цветки обычно бледно-голубые или бледно-фиолетовые. . . . . 3.

3. Листочки обертки 4—5 (6) мм дл., неравные; наружные — более короткие и отогнутые . . . . *A. lanceolatus.*

— Листочки обертки 6—7 мм дл., равной длины . . . . *A.×salignus.*

В ключе мы приводим главным образом признаки обертки. Признаки листьев, часто отмечаемые в европейской литературе, по нашим наблюдениям, столь мало скоррелированы с признаками обертки, что при определении им можно придавать только второстепенное значение.

Недавно начали широко разводить *A. puniceus* L. — вид, отличающийся от всех предыдущих опушением всего стебля короткими искривленными волосками. В одичавшем состоянии он пока не отмечался, однако на полузаброшенных клумбах в Москве он наблюдался нами в течение 3 лет, т. е. тенденция к одичанию у него есть и исследователям адвентивной флоры следует обращать на это внимание.

Авторы благодарят Г. И. Пешкову, Н. Б. Октябреву, Г. В. Порубиновскую и В. Д. Бочкина за сообщения о находках растений, а также Н. Н. Цвелева и Е. В. Клюйкова за помощь в их определении.

ЛИТЕРАТУРА

Барсукова А. В., *Пятковская В. П.* Флора Звенигородской биологической станции и ее окрестностей. — В кн.: Методическое руководство по учебной практике, вып. 1. Геоботаника. М.: Изд-во МГУ, 1967, с. 65—127. — *Гусев Ю. Д.* Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 11, с. 1569—1579. — *Ефимова Т. П.*, *Поникарук М. М.*, *Пузырев А. Н.* Находки новых видов высших растений в Удмуртии в 1978—1979 гг. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 8, с. 1048—1050. — *Игнатов М. С.* Находки редких растений в Московской области. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1984, вып. 131, с. 86—89. — *Кауфман Н. Н.* Московская флора. М., 1889. 760 с. — *Котов М. И.*

Brassicaceae. — В кн.: Флора европейской части СССР, т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 30—148. — *Левицкий С. С.* Редкие растения Верхне-Москворецкого государственного заповедника. — В кн.: Научно-методические записки Главн. упр. по заповедникам, вып. 12. М.: Изд-во ГУЗ, 1949, с. 112—115. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР, изд. 9-е. М.; Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Нечаева Т. И.* К познанию адвентивной флоры Владивостока. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1976, вып. 102, с. 40—44. — *Октябрева Н. Б.*, *Тихомиров В. Н.*, *Чичев А. В.* Новые материалы к характеристике адвентивной флоры Московской области. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1978, № 12, с. 89—94. — *Петунников А. Н.* Критический обзор московской флоры, ч. 2. — В кн.: Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 1900, т. 30, вып. 3 (отд. бот.). 142 с. — *Сырейщиков Д. П.* Иллюстрированная флора Московской губернии, т. 3. М., 1910. 397 с. — *Тихомиров В. Н.* К флоре Химкинского и Солнечногорского районов Московской области. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1959, № 3, с. 168—172. — *Тихомиров В. Н.*, *Губанов И. А.*, *Новиков В. С.*, *Октябрева Н. Б.* О новых местонахождениях редких и интересных видов растений на территории Окско-Клязьминского междуречья. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1971, т. 76, вып. 4, с. 137—140. — *Федоров Ан. А.* *Campanulaceae*. — В кн.: Флора европейской части СССР, т. 3. Л.: Наука, 1978, с. 213—238. — *Цвелев Н. Н.* *Poaceae*. — В кн.: Флора европейской части СССР, т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 117—368. — *Jávorka S.*, *Čsapody V.* Iconongraphia florae partis austro-orientalis Europae centralis. Budapest: Akademiai kiado, 1975. 584 S. — *Morariu I.*, *Nyarády E. I.*, *Aster L.* — In: Flora Republicii Populare Romane, vol. 9. Bucureşti: Acad. Republ. Popul. România, 1964, p. 187—212. — *Rothmaler W.* Exkursionsflora von Deutschland. Gefässpflanzen. Berlin: Volk und Wissen, volkseigener Verlag, 1961. 502 S. — *Yeo P. F.* *Aster* L. (naturalized species). — In: Flora Europaea, vol. 4. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1976, p. 112—116.

Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 21 I 1984.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.4/9 : 582.675 (47+57)

Н. Д. Агапова, Е. А. Земскова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *RANUNCULUS* (*RANUNCULACEAE*)

N. D. AGAPOVA, E. A. ZEMSKOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE GENUS *RANUNCULUS* (*RANUNCULACEAE*)

Ranunculus acris L., **2n=14.** Ленинград, близ шоссе Лахта—Лисий Нос, Агапова, 1981 г., кол. № 640, БИН АН СССР; Лисий Нос, луг у дороги к Финскому заливу, Агапова, 1981 г., кол. № 641, БИН АН СССР.

R. baldshuanicus Regel ex Kom., **2n=28.** Таджикская ССР, 30 км от Душанбе, ущелье Кондара, Толмачева, 1980 г., кол. № 629, БИН АН СССР.

R. buhsei Boiss., **2n=16.** Азербайджанская ССР, Кусарский р-н, окр. с. Лаза, 1800 м над ур. м., Агапова, 1982 г., кол. № 714, БИН АН СССР; Дагестанская АССР, Кайтагский р-н, между селениями Адага и Шеляги, Агапова, 1982 г., кол. № 710, БИН АН СССР.

R. cappadocicus Willd., **2n=16.** Абхазская АССР, Гагрский р-н, Бзыбское ущелье, 33-й км Рицинского шоссе, Агапова, 1982 г., кол. № 739, БИН АН СССР.

R. caucasicus Bieb., **2n=16.** Грузинская ССР, Боржомский р-н, окр. Бакуриани, у перевала Цхра-Цкаро, 2400 м над ур. м., Агапова, 1982 г., кол. № 731, БИН АН СССР; Армянская ССР, Иджеванский р-н, гора Аггая, 1200 м над ур. м., Агапова, 1980 г., кол. № 608, БИН АН СССР.

R. grandiflorus L. s. l., **2n=14.** Азербайджанская ССР, Шаумянский р-н, между селениями Чайкенд и Сары-су, дорога на гору Кяпаз, 1900 м над ур. м., Агапова, 1982 г., кол. № 713, БИН АН СССР; Дагестанская АССР, Агульский р-н, выше с. Тпиг, 2450 м над ур. м., Агапова, 1982 г., кол. № 709, БИН АН СССР; Армянская ССР, Иджеванский р-н, гора Аггая, 2330 м над ур. м., Агапова, 1980 г., кол. № 594, БИН АН СССР; **2n=28.** Армянская ССР, Сисианский р-н, у Воротанского перевала, около 2150 м над ур. м., Агабабян, 1980 г., кол. № 586, БИН АН СССР.

R. illyricus L., **2n=32.** Армянская ССР, Аштаракский р-н, гора Арагац, 2000 м над ур. м., Агапова, 1980 г., кол. № 620, БИН АН СССР; РСФСР, Воронежская обл., Новохоперский р-н, 15—16-й км северо-восточнее г. Новохоперска, правый берег р. Хопер, Аверьянов, 1980 г., кол. № 584, БИН АН СССР.

R. laetus Wall. ex Royle, **2n=28.** Узбекская ССР, г. Ташкент, Ботанический сад, Толмачова, 1980 г., кол. № 630, БИН АН СССР.

R. muricatus L., **2n=48.** Таджикская ССР, Кулябский р-н, пос. Ховалинг, Захарьева, 1983 г., кол. № 776, БИН АН СССР.

R. pedatus Waldst. et Kit., **2n=32.** РСФСР, Воронежская обл., Новохоперский р-н, 14-й км северо-восточнее г. Новохоперска, окр. с. Богдань, Аверьянов, 1980 г., кол. № 577, БИН АН СССР.

R. polyanthemos L., **2n=16.** Азербайджанская ССР, заповедник Гейгель, близ оз. Маралгель, 1600 м над ур. м., Агапова, 1982 г., кол. № 711, БИН АН СССР; Дагестанская АССР, на границе Кайтагского и Табассаранского районов, в 3—4 км от с. Варсит, Агапова, 1982 г., кол. № 700, БИН АН СССР.

R. repens L., **2n=32.** Абхазская АССР, Гагрский р-н, Пицундский заповедник, Захарьева, 1981 г., кол. № 740, БИН АН СССР.

R. szowitsianus Boiss., **2n=16.** Армянская ССР, Аштаракский р-н, гора Арагац, около 2800 м над ур. м., Агапова, 1980 г., кол. № 617, 618, БИН АН СССР.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 VIII 1984.

УДК 576.316.7 : 582.4/.9 : 582. 998 (47+57)

Бот. журн., т. 70, № 6

О. В. Чернева

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ РОДА *COUSINIA* (*ASTERACEAE*) ФЛОРЫ СССР

O. V. TSCHERNEVA. CHROMOSOME NUMBERSIN THE SPECIES OF THE GENUS *COUSINIA* (*ASTERACEAE*) IN THE FLORA OF THE USSR

Cousinia albiflora (Bornm. et Sint.) Bornm., **2n=26.** ТССР, Каракалинский р-н, Чандыро-Сумбарский водораздел, Сейфулин, 1983 г., кол. № 84/66, БИН АН СССР.

C. arctioides Schrenk, **2n=36.** КазССР, пойма р. Сары-Су, промоина, на склоне берега, Калибернова, 1977 г., № 8560, LE.

C. arctotidifolia Bunge, **2n=24.** ТССР, Марыйская обл., хр. Калеткая, осыпной склон красноземов, выс. 850 м над ур. м., Литвинова, Елсуков, 1977 г., № 1880, LE.

C. aurea C. Winkl., **2n=36.** УзССР, пос. Аман-Кутан, под перевалом Тахтакарача, Белолипов, 1982 г., кол. № 3954, Ташкентский бот. сад АН УзССР.

C. bonvalotii Franch., **2n=24.** УзССР, Зап. Тянь-Шань, хр. Чаткальский, водораздельная часть верховьев р. Катта-Акар-сай, левого притока р. Ирташ, каменистый склон, 3000 м над ур. м., Юсупов, 1983 г., № 162, TAK.

C. batalinii C. Winkl., **2n=26.** ТаджССР, хр. Кугитек, перевал Юли-Тюн, Пименов, 1983 г., № 78, LE.

C. botschantzevii Juz. ex Tschern., **2n=24.** УзССР, хр. Ак-Тау, 18 км от г. Нурата к пос. Фариш, р. Ингичка-сай, Белолипов, 1982 г., кол. № 441, Ташкентский бот. сад АН УзССР.

C. centauroides Fisch. et Mey. ex Bunge, **2n=24.** ТССР, хр. Большой Балхан, гора Арлан, пояс арчевников, Пименов, Клюйков, 1978 г., № 133, LE.

C. dimoana Kult., **2n=26.** ТССР, урочище Албасты, выше р. Курук-сай, пестроцветы, Белолипов, 1982 г., кол. № 442, Ташкентский бот. сад АН УзССР.

C. franchetii C. Winkl., **2n=26.** ТаджССР, Гиссарский хр., урочище Кок-Тепа, под перевалом Анзоб, Астанова, 1983 г., № 1358. TAD.

C. grandifolia Kult., **2n=36.** КазССР, предгорья Таласского Алатау, выше пос. Сеславино, Сафралиева, 1982 г., № 13, LE.

C. hamadae Juz., **2n=24.** УзССР, хр. Кугитанг, к югу от пос. Акташ, Бочанцев, 1971 г., № 136, LE.

C. integrifolia Franch., **2n=24.** УзССР, пос. Аман-Кутан, под перевалом Тахтакарача, Белолипов, 1982 г., кол. № 443, Ташкентский бот. сад АН УзССР.

C. karatavica Regel et Schmalh., **2n=36.** УзССР, хр. Нуратау, урочище Ухум-сай, каменистые осыпи. Белолипов, 1983 г., кол. № 2158, Ташкентский бот. сад АН УзССР.

C. lyrata Bunge, **2n=24.** ТССР, Восточный Копетдаг, урочище Шамли, Белолипов, 1982 г., кол. № 446, Ташкентский бот. сад АН УзССР; ТССР, Бадхыз, южнее урочища Нардаванлы, Гильдеханов, 1984 г., № 5, LE.

C. magnifica Juz., **2n=24.** ТаджССР, хр. Кугитек, бассейн р. Оби-Мазар, ячменники, 1900 м над ур. м., Чукавина, Кочкарева, 1983 г., № 15 696, TAD.

C. microcarpa Boiss., **2n=26.** ТаджССР, хр. Сар-Сарык, спуск с перевала Шар-Шар, Чернева, 1983 г., кол. № 10 680, Ташкентский бот. сад АН УзССР; УзССР, хр. Нуратау, Урочище Сентяб, близ развалин Корган, Булгакова, 1983 г., № 1585, TAK.

C. mindshelkensis B. Fedtsch., **2n=24.** КазССР, хр. Каратау, урочище Минжелке, Сафралиева, 1983 г., № 25, LE.

C. mulgediifolia Bornm., **2n=26.** ТаджССР, окр. пос. Мулоканы, красные песчаники, Чернева, 1983 г., кол. № 450, Ташкентский бот. сад АН УзССР; ТаджССР, бассейн р. Мулоканы, ущелье Дашти-Шуро, арчевники, 1900 м над ур. м., Чукавина, Кочкарева, 1983 г., № 15 682, TAD.

C. onopordioides Ledeb., **2n=24.** ТССР, хр. Кюрендаг, 11 км юго-западнее г. Казанджик, низкогорья, Сейфулин, 1983 г., № 18, LE.

C. outichaschensis Franch., **2n=26.** УзССР, Туркестанский хр., у перевала Шахристан, 3400 м над ур. м., Чукавин, 1983 г., № 870, TAD.

C. pentacanthoides Juz. ex Tschern., **2n=36.** УзССР, Зап. Тянь-Шань, каменистые склоны р. Гальва-сай, в 57 км от Ташкента к перевалу Чимган, Чернева, 1983 г., кол. № 2833, Ташкентский бот. сад АН УзССР.

C. polycephala Rupr., **2n=24.** ТССР, Марыйская обл., в 5 км на северо-запад от колодца Хумлы, Литвинова, Ганнибал, 1976 г., № 171, LE; ТаджССР, урочище Гуль-сай, ручей Сарым-Саклы (между реками Яхсу и Кызылсу), 1000 м над ур. м., Чукавина, Кочкарева, 1983 г., № 15 649, TAD.

C. pseudoaffinis Kult., **2n=24.** КазССР, горы Алымтау, южный склон, Булгакова, 1981, № 540, TAK.

C. pseudarctium Bornm., **2n=36.** ТаджССР, Вахшский хребет, окр. пос. Тагикомар, красные песчаники, осыпи, Чернева, 1983 г., кол. № 873, Ташкентский бот. сад АН УзССР.

C. pseudodshisakensis Tschern. et Vved., **2n=26.** УзССР, хр. Нуратау, урочище Сентяб, близ развалин Корган, Булгакова, 1983 г., № 1520, TAK.

C. radians Bunge, **2n=26.** УзССР, Нуратинский хребет, перевал между поселками Койташ и Фариш, Белолипов, 1980 г., кол. № 2160, Ташкентский бот. сад АН УзССР; ТаджССР, по склонам р. Пяндж, Чернева, 1983 г., кол. № 9256, Ташкентский бот. сад АН УзССР.

C. regelii C. Winkl., **2n=24.** УзССР, южные отроги Гиссарского хребта, окр. г. Дехканабад, Белолипов, 1982 г., кол. № 456, Ташкентский бот. сад АН УзССР.

C. schtschurowskiana Regel et Schmalh., **2n=26.** УзССР, хр. Актау, в 18 км от г. Нурата, р. Ингичка-сай, галечник, Белолипов, 1983 г., кол. № 2162, Ташкентский бот. сад АН УзССР.

C. sewerzowii Regel, **2n=22.** КиргССР, долина р. Чичикан, 1300 м над ур. м., Белолипов, 1983 г., кол. № 2163, Ташкентский бот. сад АН УзССР.

C. splendida C. Winkl., **2n=24.** ТаджССР, Гиссарский хребет, урочище Кок-Тепа, под перевалом Анзоб, Астанова, 1983 г., № 1340, TAD.

C. tianschanica Kult., **2n=26.** КазССР, Зап. Тянь-Шань, хр. Казыгурт, урочище Кок-Бель в районе перевала Кок-Бель, Булгакова, 1984 г., № 1680, TAK.

C. umbrosa Bunge, **2n=36.** КазССР, хр. Каратау, р. Боролдай-сай, Чернева, 1983 г., кол. № 2164, Ташкентский бот. сад АН УзССР.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 IX 1984.

УДК 574.316.7:582-4/.9:635.965.285.3(571.15) + (571.72) Бот. журн., т. 70, № 6

А. А. Красников

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ALLIACEAE* С АЛТАЯ И ИЗ ТУВИНСКОЙ АССР

A. A. KRASNIKOV. CHROMOSOME NUMBERS IN THE REPRESENTETIVES OF THE FAMILY *ALLIACEAE* FROM ALTAI AND THE TUVA ASSR

Allium altaicum Pall., **2n=16.** Алтайский край, Кош-Агачский р-н: долина р. Бугузун, Красников, 1981, № 1269Ц; [1] долина р. Текелю, Красников, 1981, № 1268Ц, Тувинская АССР: Каа-Хемский р-н, окр. пос. Бельбей, 1978, № 1231Ц; Монгун-Тайгинский р-н: окр. пос. Кызыл-Хая, Красников, № 1232Ц; окр. пос. Мугур-Аксы, Ломоносова, 1981, № 26Ц.

A. anisopodium Ledeb., **2n=16.** Тувинская АССР: Кызыльский р-н, окр. г. Кызыла, Ломоносова, Красников, 1979, № 66; Улуг-Хемский р-н, долина р. Сенек, Ломоносова, Красников, 1979, № 850.

A. bellulum Prokh., **2n=16.** Тувинская АССР, Кызыльский р-н, окр. г. Кызыла, Ломоносова, Красников, 1979, № 625.

A. delicatulum Siev. ex Schult. et Schult. fil., **2n=16.** Тувинская АССР: Кызыльский р-н, окр. г. Кызыла, Красников, 1979, № 1236Ц; Пий-Хемский р-н, окр. с. Аржан, Ломоносова, Красников, 1979, № 236.

A. eduardii Stearn, **2n=16.** Тувинская АССР, Эрзинский р-н, окр. оз. Тере-Холь, Ломоносова, Красников, 1979, № 856.

A. leucocephalum Turcz. ex Ledeb., **2n=16.** Тувинская АССР: Монгун-Тайгинский р-н, устье р. Кара-Бельдыр, Ханминчун, 1980, № 1242Ц; Улуг-Хемский р-н, долина р. Сенек, Ломоносова, Красников, 1979, № 888. **2n=32.** Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, Красноборов, 1977, № 1243Ц.

A. lineare L., **2n=16.** Тувинская АССР: Кызыльский р-н, окр. г. Кызыла, Красников, 1979, № 1245Ц; Пий-Хемский р-н, окр. пос. Аржан, Ломоносова, Красников, 1979, № 1244Ц; Улуг-Хемский р-н, долина р. Сенек, Ломоносова, Красников, 1979, № 1244А; Эрзинский р-н, верховье р. Кара-Суг, Ханминчун, 1979, № 1272, **2n=32.** Алтайский край, Кош-Агачский р-н, долина р. Текелю, Красников, 1981, № 1249Ц; Тувинская АССР: Кызыльский р-н, окр. г. Кызыла, Красников, 1979, № 1248Ц; Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Алты-Гимате, Красников, 1980, № 1247Ц; Пий-Хемский р-н, окр. пос. Аржан, Ломоносова, Красников, 1979, № 240.

A. mongolicum Regel., **2n=16.** Тувинская АССР, Кызыльский р-н, окр. г. Кызыла, Красников, 1979, № 1251Ц.

A. oliganthum Kar. et Kir., **2n=16.** Алтайский край. Кош-Агачский р-н, окр. пос. Ак-Тал, Красников, 1981, № 1250Ц.

A. ramosum L., **2n=32.** Тувинская АССР, Пий-Хемский р-н, окр. пос. Аржан, Ломоносова, Красников, 1979, № 251.

A. schoenoprasum L., **2n=16.** Красноярский край, Западный Саян, 4 км вверх по р. Узюп, Шауло, 1979, № 39Ц; Тувинская АССР: Пий-Хемский р-н, окр. пос. Аржан, Ломоносова, Красников, 1979, № 245; долина р. Стерлик, Шауло, Красников, 1978, № 1254Ц; Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, междуречье рек Кускунуг-Хем и Шуурмак, Ханминчун, 1979, № 1276Ц.

A. senescens L., **2n=16.** Тувинская АССР: Кызыльский р-н, окр. г. Кызыла, Красников, 1979, № 1256Ц; Улуг-Хемский р-н, долина р. Стерлик, Ломоносова Красников, 1979, № 886; Эрзинский р-н, окр. оз. Тере-Холь, Ломоносова, Красников, 1979, № 885. **2n=32.** Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, Красноборов, Красников, 1977, № 1258Ц.

A. stelleranum Willd., **2n=16.** Тувинская АССР: Каа-Хемский р-н, окр. пос. Сизим, Шауло, Красников, 1978, № 1393; Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Усту-Гимате, Красников, 1980, № 1262Ц; Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Барлык, Ханминчун, 1980, № 1275Ц; Пий-Хемский р-н, окр. пос. Аржан, Ломоносова, Красников, 1979, № 1242Ц, **2n=32.** Тувинская АССР, Тоджинский р-н, окр. оз. Дуруг-Холь, Мальцева, 1974, № 1274Ц.

---

[1] Все указанные в статье экземпляры хранятся в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР (NS).

A. tenuissimum L., **2n=16.** Тувинская АССР: Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, 1977, № 1265Ц; Пий-Хемский р-н, окр. пос. Аржан, Ломоносова, Красников, 1979, № 246; Улуг-Хемский р-н, долина р. Сенек. Ломоносова, Красников, 1979, № 852.

A. victorialis L., **2n=16.** Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, долина р. Кара-Адыр, Красноборов, Красников, 1977, № 1267Ц; Пий-Хемский р-н, долина р. Стерлик, Шауло, Красников, 1978, № 1407.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 10 V 1983.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57)

ЕВГЕНИЙ ГРИГОРЬЕВИЧ БОБРОВ
(1902—1983)

I. T. VASILCHENKO. EVGENIY GRIGORIEVICH BOBROV (1902—1983)

Е. Г. Бобров родился 17 II 1902 в г. Твери (ныне Калинин) в семье железнодорожного служащего. Высшее образование он получил в Ленинградском государственном университете (ЛГУ), где в 1925 г. окончил биологическое отделение физико-математического факультета по специальности география и систематика высших растений, его квалификационная работа — «Деревья и кустарники Афганистана».

Будучи студентом ЛГУ Е. Г. начал серьезно интересоваться ботаникой. Он участвовал в работах Петергофской биологической станции университета; в 1921—1922 гг. был членом экспедиции Главного ботанического сада в Череповецкую губернию. Собранные им здесь флористические материалы были положены в основу «Флоры Череповецкой губернии», первый том которой, написанный Евгением Григорьевичем совместно с Б. А. Федченко, был опубликован в 1927 г.

В 1923 г. Е. Г. был зачислен препаратором в Главный ботанический сад (ныне Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, БИН), в котором он и работал до конца своей жизни. В 1926 г. Е. Г. был переведен на должность ассистента. В 1926—1929 гг. он состоял в аспирантуре на географическом факультете ЛГУ по специальности ботаническая география, его аспирантская работа называлась «Растительность гор Большие Балханы», в ней он впервые детально охарактеризовал флору и растительный покров этого своеобразного по природным условиям горного хребта северо-западной Туркмении. В 1935 г. Е. Г. была присуждена ученая степень кандидата биологических наук (без защиты диссертации); в 1937 г. он стал старшим научным сотрудником, в 1950 г. был удостоен звания профессора. В 1941 г. Евгений Григорьевич защитил докторскую диссертацию на тему «Виды клеверов СССР», а в 1937—1938 гг. исполнял обязанности директора Ботанического института АН СССР.

В конце 20-х гг. заведующий Гербарием Ботанического сада АН СССР Б. А. Федченко поднял вопрос о составлении «Флоры» для территории СССР. В 1931 г. состоялась конференция флористов и геоботаников, которая одобрила идею Федченко и предложенный им план работы и выделила троих сотрудников для практической разработки этого плана. В эту тройку вошел и Е. Г., который был назначен ученым секретарем «Флоры» и быстро стал самым активным организатором этого грандиозного коллективного труда. Нужно напомнить, что к написанию «Флоры» был привлечен огромный авторский коллектив (до 100 человек). Е. Г. сумел сплотить и организовать этот коллектив, и поэтому издание «Флоры» шло без перерывов. Одновременно Е. Г. был и членом редколлегии «Флоры», и автором обработок крупных и интересных родов и семейств — *Ephedraceae* и *Morinaceae*, *Corylus*, *Thesium*, *Trifolium*, *Cephalaria* и др. На редактирование сложного по тексту издания «Флоры СССР» был затрачен колоссальный труд, бóльшая его часть выпала на долю Е. Г. Здесь уместно вспомнить, что каждый из 30 томов «Флоры» он должен был прочитать пять раз (чтение и правка авторских рукописей, подчас изобилующих всевозможными ошибками, а иногда и просто плохо подготовленных, чтение рукописей после переписки на машинке, ведение двух корректур и просмотр чистых листов). Фактически Е. Г. «освоил» более 150 000 страниц «Флоры СССР».

На основе этого труда, как известно, были опубликованы многие региональные и республиканские «Флоры» и «Определители», и тем не менее до сего времени «Флора СССР» остается настольной книгой для всех ботаников нашей страны. Большинство томов «Флоры» переведены на английский язык и высоко ценятся.

В работе над «Флорой» в полной мере выявились большие способности Е. Г. как редактора, и поэтому он продолжительное время был ответственным редактором журнала «Советская ботаника», членом редколлегии «Ботанического журнала» и ряда других изданий.

Е. Г. никогда не ограничивался кабинетной работой, он всегда стремился сочетать ее с полевой, экспедиционной работой. Он принимал участие в экспедициях Главного ботанического сада в Поволжье в связи с проектом орошения обширных территорий этого края, неоднократно выезжал на Кавказ, где на Майкопской опытной станции Всесоюзного института растениеводства проводил опыты по введению в культуру одного из перспективных видов клевера (*Trifolium apertum*). Е. Г. интересовался проблемой интрогрессивной гибридизации и совершил ряд полевых экскурсий; отчасти в связи с этой проблемой Е. Г. предпринял широкое изучение хвойных пород. Для этой цели он осуществил ряд экспедиционных поездок на Дальний Восток, в Восточную Сибирь, на Алтай, в район «ленточных» боров Прииртышья, на Кавказ и в некоторые районы европейской части СССР. Для более детального изучения хвойных Е. Г. был в Чехословакии, Болгарии и Венгрии, где работал в Гербариях и ботанических садах.

Большое внимание Е. Г. уделял запросам народного хозяйства нашей страны. Он опубликовал ряд работ по клеверу и доннику. Рекомендации по доннику, а также материалы монографии и экспериментальной работы по клеверу использовались в практике сельского хозяйства.

Блестящий знаток истории ботаники, Е. Г. опубликовал ряд ценных трудов, освещающих историю формирования флоры Центральной Азии, а также деятельность таких крупных ученых, как К. Линней, В. Л. Комаров, Б. А. Федченко, Ю. Н. Воронов, А. И. Пояркова и др. В книге «От Аптекарского огорода до Ботанического института», изданной в 1957 г. в связи с 250-летием Ленинграда, были опубликованы статьи Е. Г. об истории института; он же совместно с П. А. Барановым был ответственным редактором этого труда. Публикации, посвященные деятельности К. Линнея, получили высокую оценку у нас и за рубежом.

Евгений Григорьевич был активным общественником. Он уделял много внимания работе в комиссиях Президиума АН СССР по оказанию помощи филиалам и базам АН СССР и организации научных исследований. Он много лет состоял членом Ученого совета БИНа и биолого-почвенного факультета ЛГУ, членом Президиума АН СССР, постоянно консультировал молодых ученых, принимал деятельное участие в работе профсоюзной организации института.

Евгений Григорьевич был выдающимся ученым. Он опубликовал большое число научных трудов, рецензий, рефератов и пр. В нашей памяти он навсегда останется как неутомимый, преданный науке исследователь и организатор, разносторонне образованный человек. Родина высоко оценила труды Евгения Григорьевича. Он был награжден орденом Ленина, орденом Трудового Красного Знамени и медалями.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Е. Г. БОБРОВА[1]

1936. (*Рец.*). Plahn H. Eine neue Pflanzenbestimmungsmethode. — Fed. Repert., Beih. 76, 1934. — Сов. бот., № 2, с. 125—129.

(*Рец.*). Steffeld C. Brasões Botanicos. Ботанические гербы. Tribuna farmaceutica, т. 3, № 1, 2. Curitiba, 1936. — Сов. бот., № 2, с. 130—131.

---

[1] Составил А. Е. Бобров. Перечень работ Е. Г. Боброва до 1948 г. вместе с краткой биографической справкой помещен в словаре С. Ю. Липшица «Русские ботаники» (1947 г., т. 1, с. 210—212). Некоторые пропуски в «Словаре» восполнены нами.

1937. (*Рец.*). Нейштадт М. И. Наши растения (Определитель). М., 1935. — Сов. бот., № 3, с. 140—142.

(*Рец.*). Смолянинова Л. А. Лещина. Культурная флора СССР, т. 17, 1936. Л. — Сов. бот., № 1, с. 194—198.

1939. Владимир Леонтьевич Комаров. — Природа, № 10, с. 4—12.

1945. Новиков Г. Н. (Некролог). — Сов. бот., № 3, с. 68—69.

1946. О схеме семеноводства. (Письмо в редакцию). — Селекция и семеноводство, № 9—10, с. 1—8. (Совместно с Г. М. Петуховым и др.).

1947. Виды клеверов СССР. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, т. VI, с. 84—162.

1948. Памяти А. В. Ярмоленко. — Бот. журн., т. 33, № 2, с. 263—266.

Род Вигна — *Vigna*. — В кн.: Флора СССР, т. 13, с. 536—538.

Род Горох — *Pisum*. — Там же, с. 520—526.

Род Соя — *Glycine*. — Там же, с. 527—530.

Род Фальката — *Falcata*. — Там же, с. 526—527.

Род Фасоль — *Phaseolus*. — Там же, с. 531—536.

(*Рец.*). Origin and development of natural floristic areas with special reference to North America. Ecological monographs, t. 17, N 2. — Бот. журн., т. 33, № 6, с. 622—626.

1949. Род Герань — *Geranium*. — В кн.: Флора СССР, т. 14, с. 2—62.

Род Пеларгониум — *Pelargonium*. — Там же, с. 72—73.

Роды *Lagonychium*, *Ephedra*, *Carpinus*, *Corylus*, *Thesium*, *Adonis*, *Melilotus*, *Trifolium*, *Geranium*, *Nitraria*. Критические заметки к № 3332, 3367—3369b, 3377, 3378, 3386—3390, 3394—3397, 3414a—3419b, 3429—3439, 3441. — Список растений гербария флоры СССР, т. 11.

Сем. Зигофилловые — *Zygophyllaceae*. — В кн.: Флора СССР, т. 14, с. 146—151.

1950. Ботанические результаты исследований русских ученых в Центральной Азии. — Бот. журн., т. 35, № 4, с. 432—437.

Два новых китайских вида рода *Sanicula* L. — Бот. мат. (Ленинград), т. 13, с. 167—169.

К познанию рода *Ephedra* L. — Там же, с. 46—47.

Новые для культуры виды клевера. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 68 с.

Подсем. Подлесниковые — *Saniculoideae*. — В кн.: Флора СССР, т. 16, с. 61.

Подсем. Щитолистниковые — *Hydrocotyle*. — Там же, с. 57—59.

Род Актинолема — *Actinolema*. — Там же, с. 71—73.

Род Астранция — *Astrantia*. — Там же, с. 66—71.

Род Подлесник — *Sanicula*. — Там же, с. 61—66.

Род Синеголовник — *Eringium*. — Там же, с. 73—88.

Род Центелла — *Centella*. — Там же, с. 59—60.

Род Щитолистник — *Hydrocotyle*. — Там же, с. 57—59.

Род Адонис — *Adonis*. — В кн.: Ядовитые растения лугов и пастбищ. Л.: Изд-во АН СССР, с. 192—198.

Род Багульник — *Ledum*. — Там же, с. 355—356.

Род Мак — *Papaver*. — Там же, с. 200—208.

Род Подбел — *Andromeda*. — Там же, с. 355—356.

Род Хамедафне — *Chamaedaphne*. — Там же, с. 356—357.

Сем. Кипарисовые — *Cupressaceae*. — Там же, с. 46—49.

Сем. Мальвовые — *Malvaceae*. — Там же, с. 294—296.

Сем. Плауновые — *Lycopodiaceae*. — Там же, с. 39—40.

Сем. Тиссовые — *Taxaceae*. — Там же, с. 40—43.

1952. Испытание клевера апертум. — Материалы совещания ботаников и селекционеров, вып. 2. Л.: Изд-во АН СССР, с. 5—21.

Опыт введения в культуру клевера апертум. — Кормовая база, № 9, с. 30—34.

Род Ломатогониум — *Lomatogonium*. — В кн.: Флора СССР, т. 18, с. 620—621.

Род Проломник — *Androsace*. — Там же, с. 217—242, 729—734. (Совместно с Б. К. Шишкиным).

Сем. Вертляницевые — *Monotropaceae*. — Там же, с. 19—22.

1953. Новая работа по красному клеверу и проблема местных сортов. — Бот. журн., т. 38, № 4, с. 600—610.

Роды *Trifolium*, *Androsace*, *Cephalaria*, *Pterocephalus*. Критические заметки к № 3725, 3748—3751b, 3796—3798. — Список растений гербария Флоры СССР, т. 12.

1954. Двухсотлетие «Species plantarum» Карла Линнея (1753—1953). — Комаровские чтения, VIII. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 38 с.

Карл Линней и современная номенклатура растений (к двухсотлетию выхода в свет «Species plantarum»). — Бот. журн., т. 39, № 2, с. 296—304.

(*Рец.*). Лещина. Изд. 2-е. М.: Сельхозгиз. — Там же, № 4, с. 611—614.

1955. С. П. Крашенинников как ботаник. — Бот. журн., т. 40, № 4, с. 617—624.

(*Рец.*). Hills L. D. Russian comfrey. London, 1953. — Там же, № 5, с. 729—733.

1956. Б. К. Шишкин (К семидесятилетию со дня рождения). — Бот. журн., т. 41, № 6, с. 925—930.

1957. Ботанический музей Академии наук (1828—1916). — В кн.: От Аптекарского огорода до Ботанического института. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 72—80.

Ботанический сад (1801—1916). — Там же, с. 32—71.

Карл Линней, его жизнь и труды. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 217 с.

Карл Линней и его труды. — Вестн. с.-х. науки, № 5, с. 116—128.

Линнеевские дни. — Бот. журн., т. 42, № 10, с. 1570—1572.

Республиканский гербарий и его задачи. — Тез. совещ. Биол. отд. Молд. фил. АН СССР, с. 17—18.

Роды *Morina*, *Scabiosa*, *Thesium*. Критические заметки к № 4111, 4117ab, 4177—4184b. — Список растений гербария флоры СССР, т. 14.

Сад в Горенках. — В кн.: От Аптекарского огорода до Ботанического института. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 25—31.

Сем. Ворсянковые — *Dipsacaceae*. — В кн.: Флора СССР, т. 24, с. 70—91.

Сем. Мориновые — *Morinaceae*. — Там же, с. 1—10.

(*Рец.*). Юзепчук С. В. Был ли Линней творцом бинарной номенклатуры. Бот. журн., т. 41, № 7. — Бот. журн., т. 42, № 4, с. 658—662.

1958. О некоторых забытых растениях из путешествия Гмелина младшего в 1768—1773 гг. — Бот. журн., т. 43, № 11, с. 1541—1549.

Описательный метод Линнея в «Species plantarum» и современная номенклатура растений. — В кн.: Карл Линней. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 78—100.

Республиканский гербарий и его задачи. — В кн.: Тр. Биол. научн. сессии Молд. фил. АН СССР, т. 1, с. 225—229.

Русские ученики и корреспонденты Карла Линнея. — В кн.: Карл Линней. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 113—156.

Сем. Шаровницевые — *Globulariaceae*. — В кн.: Флора СССР, т. 23, с. 128—131.

1959. Развитие учения о расе и методе видовых рядов в русской систематической школе. — Бот. журн., т. 44, № 11, с. 1553—1556.

(*Рец.*). Stearn W. T. An introduction to the «Species plantarum» and cognate botanical works of Carl Linnaeus. A facsimile of the first edition. Vol. I. Ray Society, London. — Там же, № 4, с. 571—578.

1960. Забытые виды И. И. Георги из «Байкальской флоры». — Бот. матер. (Ленинград), т. 20, с. 1—22.

1961. Знакомство с ботаническими учреждениями Венгерской Народной Республики. — Бот. журн., т. 46, № 9, с. 1364—1372.

Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири. — Там же, № 3, с. 313—327.

1962. Род Атрактилодес — *Atractylodes*. — В кн.: Флора СССР, т. 27, с. 88—89.

Род Мордовник — *Echinops*. — Там же, с. 2—53.

Что такое *Jurinea depressa* (Stev.) C. A. M. — Бот. журн., т. 47, № 4, с. 579—580.

1963. Петр Михайлович Жуковский (К 75-летию со дня рождения). — Бот. журн., т. 48, № 6, с. 925—928.

Сем. *Corylaceae*, *Betulaceae*, *Geraniaceae*, *Oxalidaceae*, *Valerianaceae*, *Dipsacaceae*; роды *Melilotus*, *Trifolium*. — В кн.: Ботанический атлас / Под общ. ред. чл.-кор. АН СССР Б. К. Шишкина. М.; Л.: Сельхозиздат, с. 130—133, 246—248, 113—117.

Состояние и перспективы изучения отечественной флоры. — Бот. журн., т. 48, № 12, с. 1729—1740.

Hybridization introgressive dans la flore de l'Europe orientale. — Webbia, vol. 18, p. 57—64.

(Memor.) Boris K. Shishkin (1880—1963). — Taxon, vol. 12, N 8, p. 273—276. Preparation of Flora of the USSR. — Nature, vol. 205, p. 1046—1049.

1964. (*Рец.*). Kritische Ergänzungsband. Gefässpflanzen. — Бот. журн., т. 49, № 3, с. 451—456.

1965. О происхождении флоры пустынь Старого Света в связи с обзором рода *Nitraria* L. — Бот. журн.. т. 50, № 8, с. 1053—1067.

Флора СССР, работа над ней и значение этого издания. — Там же, № 10, с. 1374—1383.

1966. Обзор рода *Reamuria* L. в связи с вопросом о происхождении флоры афроазиатских пустынь. — Бот. журн., т. 51, № 8, с. 1057—1072.

Le role de l'hybridization introgressive dans la flore de la Siberie et de l'Europe orientale. — Acta Bot. Acad. Sci. Hung., vol. 12, p. 1—8.

1967. Обзор рода *Myricaria* и его история. — Бот. журн., т. 52, № 7, с. 924—936.

Об объеме рода *Trifolium* s. l. — Там же, № 11, с. 1593—1599.

Роды *Atractylodes*, *Echinops*, *Nitraria*. Критические заметки к № 4827, 4873ab, 4875ab. — Список растений гербария флоры СССР, т. 17.

1968. Двухсотлетие физических экспедиций Академии наук. — Бот. журн., т. 53, № 11, с. 1647—1649.

Знакомство с ботаническими учреждениями Чехословакии. — Там же, с. 567—574.

(*Рец.*) Soó R. A magyar flora és vegetatio rendszertaur novény földrajzu kezikönyve. II. (Систематико-геоботаническая сводка по флоре и растительности Венгрии). — Там же, № 7, с. 993—995.

1969. Основные черты в развитии номенклатуры и систематики растений. — В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, с. 13—22.

Род *Gymnocarpos* Forsk. (*Paronychioideae*) и его виды. — Бот. журн., т. 54, № 10, с. 1576—1583.

1970. Ботанические исследования в Болгарии. — Бот. журн., т. 55, № 7, с. 1046—1050.

Карл Линней. Л.: Наука. 286 с.

Сем. *Tamaricaceae*. Критические заметки к № 4981, 4982. — Список растений гербария флоры СССР, т. 18.

1971. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. — Нов. сист. высш. раст., т. 7, с. 5—40.

1972. Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смена растительного покрова. — Бот. журн., т. 57, № 8, с. 865—879.

История и систематика лиственниц. — Комаровские чтения, XXV. Л.: Наука. 96 с.

Краткий обзор видов лиственниц. — Нов. сист. высш. раст., т. 9, с. 4—15.

Основные черты в развитии номенклатуры и систематики растений. — В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, с. 220—227.

(*Рец.*) Кабанов Н. Е. Тропическая лесная растительность провинции Юньнань (КНР). — Бот. журн., т. 57, № 8, с. 1023—1024.

Die introgressive Hybridization in der Gattung *Picea* A. Dietr. — Symp. Biol. Hung., vol. 12, p. 141—148.

Pennellianthus — новый род сем. *Scrophulariaceae* во флоре Советского Союза. — Бот. журн., т. 57, № 5, с. 501—503.

Principial features in the development of plant systematics and nomenclature. — Folia Geobot. Phytotax. (Praha), vol. 7, N 3, p. 321—327.

1973. Памяти Б. А. Федченко. — Бот. журн., т. 58, № 5, с. 754—757.

Introgressive Hybridization, Sippenbildung und Vegetationsänderung. — Fed. Repert., Bd 84, Hf 4, S. 273—294.

1974. Голосеменные. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, с. 100—116.

Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. — В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структуры популяций хвойных пород. Свердловск: УНЦ АН СССР, с. 60—66.

(*Рец.*) Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. 1—30). — Бот. журн., т. 59, № 10, с. 1534—1535.

1975. О проекте полной флоры России в 1831 году. — В кн.: Из истории биологии. Вып. 5. Л.: Наука, с. 168—175.

Памяти Ю. Н. Воронова (К столетию со дня рождения). — Бот. журн., т. 60, № 8, с. 1214—1217.

Что такое *Pinus funebris* Kom. — Там же, № 5, с. 699—701.

Pinus sylvestris s. l. — на Кавказе, история и систематика. — Там же, № 10, с. 1421—1432.

1978. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. 186 с.

О работах Линнея и о Линнее, опубликованных в Советском Союзе (К 200-летию со дня смерти К. Линнея). — Бот. журн., т. 63, № 12, с. 1795—1804.

Об «Основах флорогенетики» М. Г. Попова и о происхождении флоры равнинных пустынь Средней Азии. — Там же, № 10, с. 1393—1402.

Сем. Ворсянковые — *Dipsacaceae*. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука, с. 37—46.

1979. Сем. Тамарисковые и Франкениевые — *Tamaricaceae* и *Frankeniaceae*. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, с. 151—155.

On the works by and on Linneaus published in Russia and Soviet Union. — Svenska Linnésällskapets Årsskriff. Årgang 1978. Uppsala, p. 265—275.

1980. Некоторые черты флоры и растительности южной части Дальнего Востока. — Бот. журн., т. 65, № 2, с. 172—184.

Об изучении внутривидовой систематики хвойных. — Там же, № 9, с. 1157—1162.

Об интрогрессивной гибридизации и ее значении в эволюции растений. — Там же, № 8, с. 1065—1070.

1981. Сем. Шаровницевые — *Globulariaceae*. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 5. Л.: Наука, с. 341—342.

1982. Из истории ботанических садов Петербурга. — Бот. журн., т. 67, № 3, с. 313—318.

(*Рец.*) Крюкова И. В., Лукс Ю. А., Привалова Л. А. Заповедные растения Крыма. Справочник. — Симферополь: Таврия. 1980. 96 с. — Там же, № 1, с. 122—123.

On Introgressive hybridization and its significance in the evolution of plants. — Folia Geobot. Phytotax. (Praha), vol. 17, N 1, p. 89—96.

1983. Интрогрессивная гибридизация и геоисторические смены формаций таежной зоны СССР. — Бот. журн., т. 68, № 1, с. 3—9.

Карл Линней. София. 166 с. (На болг. яз.).

О межродовой гибридизации в семействе *Pinaceae*. — Бот. журн., т. 68, № 7, с. 857—865. (Посмертно).

РАБОТЫ, ОТРЕДАКТИРОВАННЫЕ Е. Г. БОБРОВЫМ

Флора СССР.

Е. Г. Бобров совместно с Б. К. Шишкиным редактировал тома 13—15, 18, 22, 24, 26, 27 и 30; т. 28 — совместно с С. К. Черепановым, т. 29 — совместно с Н. Н. Цвелевым. Алфавитные указатели редактировали Е. Г. Бобров и Н. Н. Цвелев.

Гаммерман А. Ф., Шасс Е. Ю. Схематические карты распространения важнейших лекарственных растений СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 139 с.

Гейдеман Т. С. Определитель растений Молдавской ССР. Л.: Изд-во АН СССР. 1954. 468 с.

Комаров В. Л. Избранные сочинения. Т. 6. 1950. 528 с. Т. 10. 1954. Л.: Изд-во АН СССР. 478 с.

От Аптекарского огорода до Ботанического института. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1957. 308 с. (Совместно с П. А. Барановым).

Список растений гербария флоры СССР. № 18—24. 1924—1979. Л.: Изд-во АН СССР. 604 с.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VI 1984.

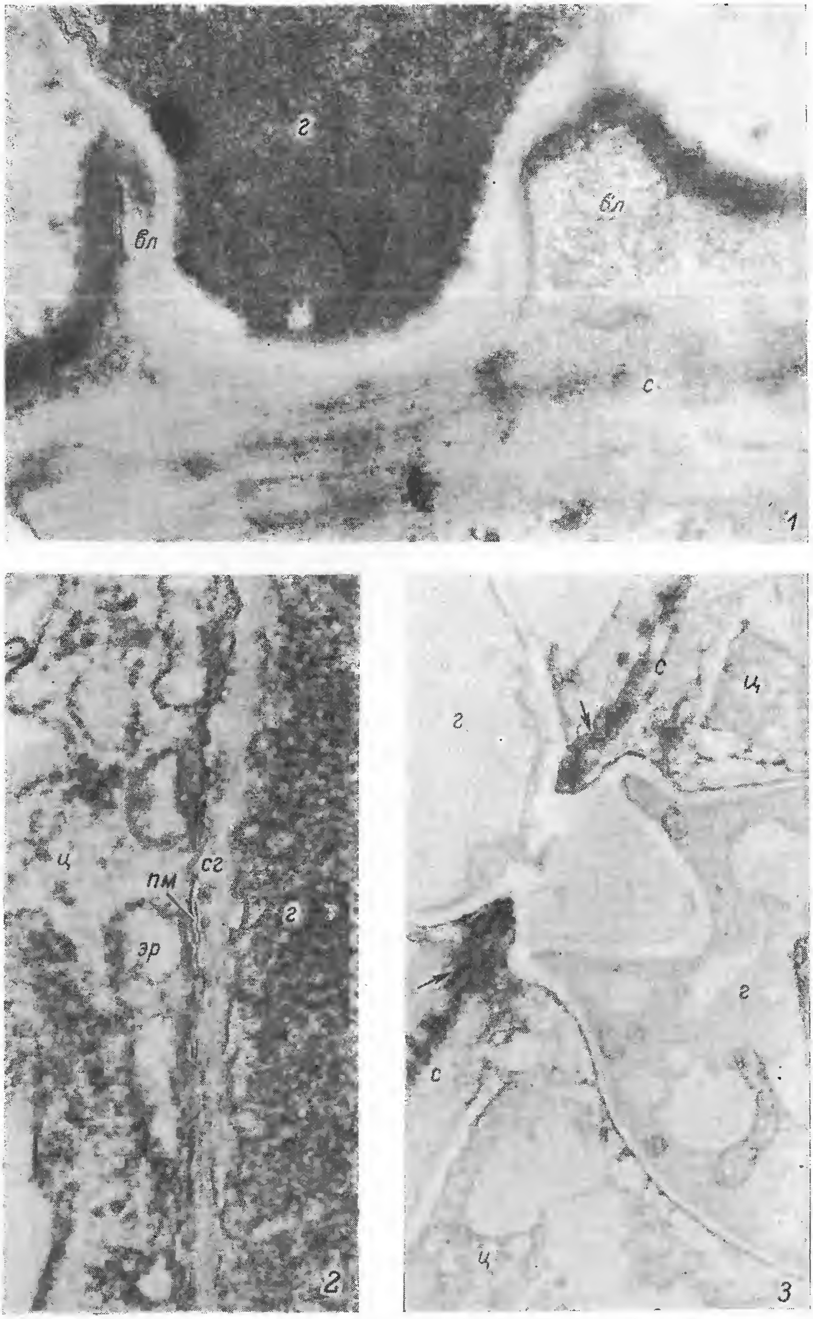


Табл. I. Валик из вещества стенки растительной клетки вокруг гифы, проникающей в клетку клубня, X20 000 (*1*); контакт плазматической мембраны клетки клубня с стенкой гифы, X60 000 (*2*) и активность пероксидазы (*стрелка*) в стенке клетки клубня и месте внедрения гифы, X10 000 (*3*).

вл — валик вокруг гифы, *г* — гифа гриба, *с* — стенка клетки растения, *сг* — стенка гифы гриба. *ц* — цитоплазма клетки растения, *пм* — плазматическая мембрана клетки растения, *эр* — эндоплазматический ретикулум.

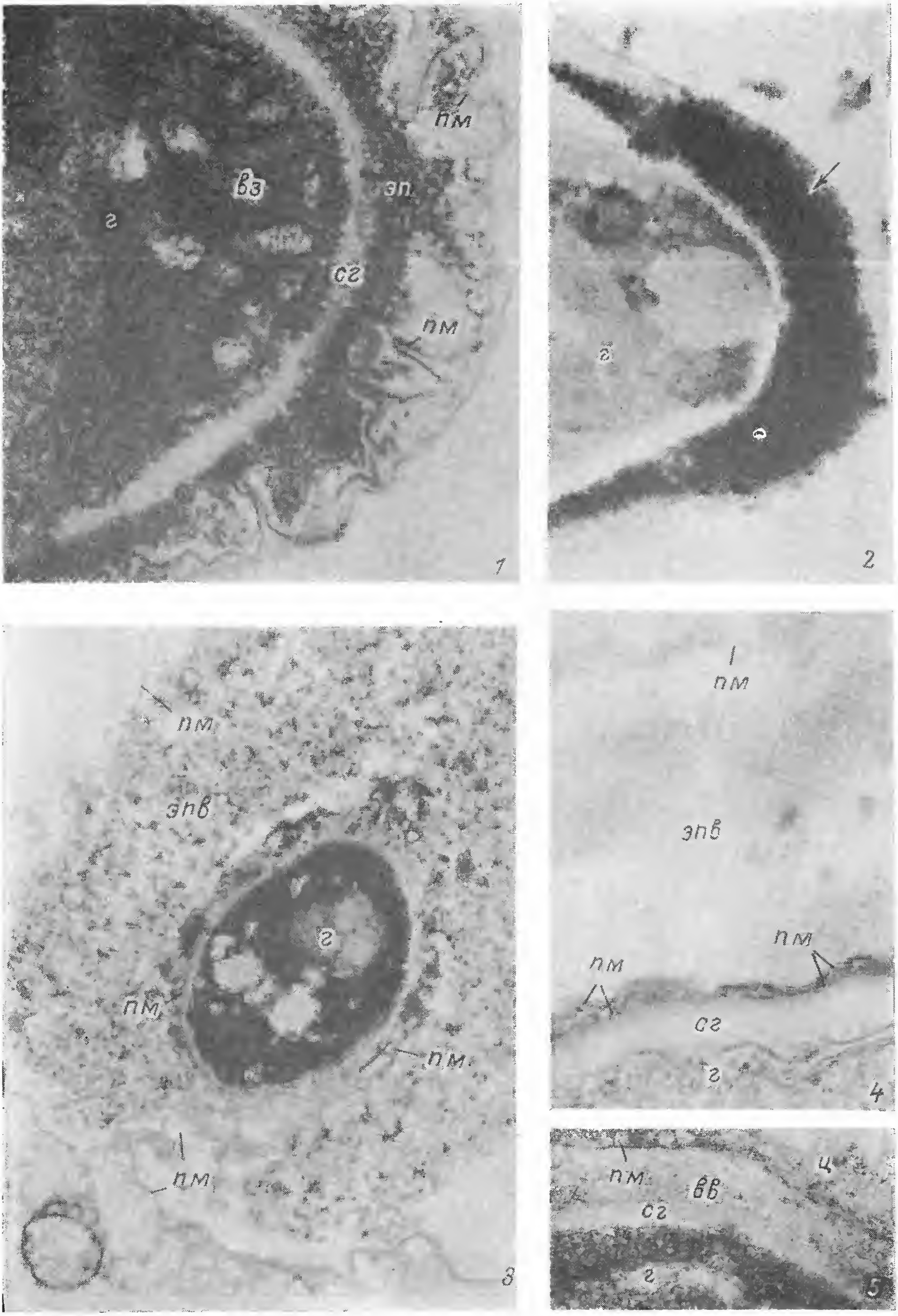


Табл. II. Электронно-плотное вещество вблизи кончика гифы в клетке клубня, X45 000 (*1*); активность пероксидазы (*стрелка*) в месте локализации электронно-плотного вещества, X30 000 (*2*); электронно-прозрачное вещество вокруг гифы в клетке клубня, X15 000 (*3*); инвагинировавшая плазмолемма между стенкой гифы и слоем электронно-прозрачного вещества, X45 000 (*4*) и волокнистое вещество вблизи стенки гифы в клетке клубня, X20 000 (*5*).

вв — волокнистое вещество, *вз* — везикулы, *эп* — электронно-плотное вещество, *эпв* — электронно-прозрачное вещество. Остальные обозначения, как в табл. I.

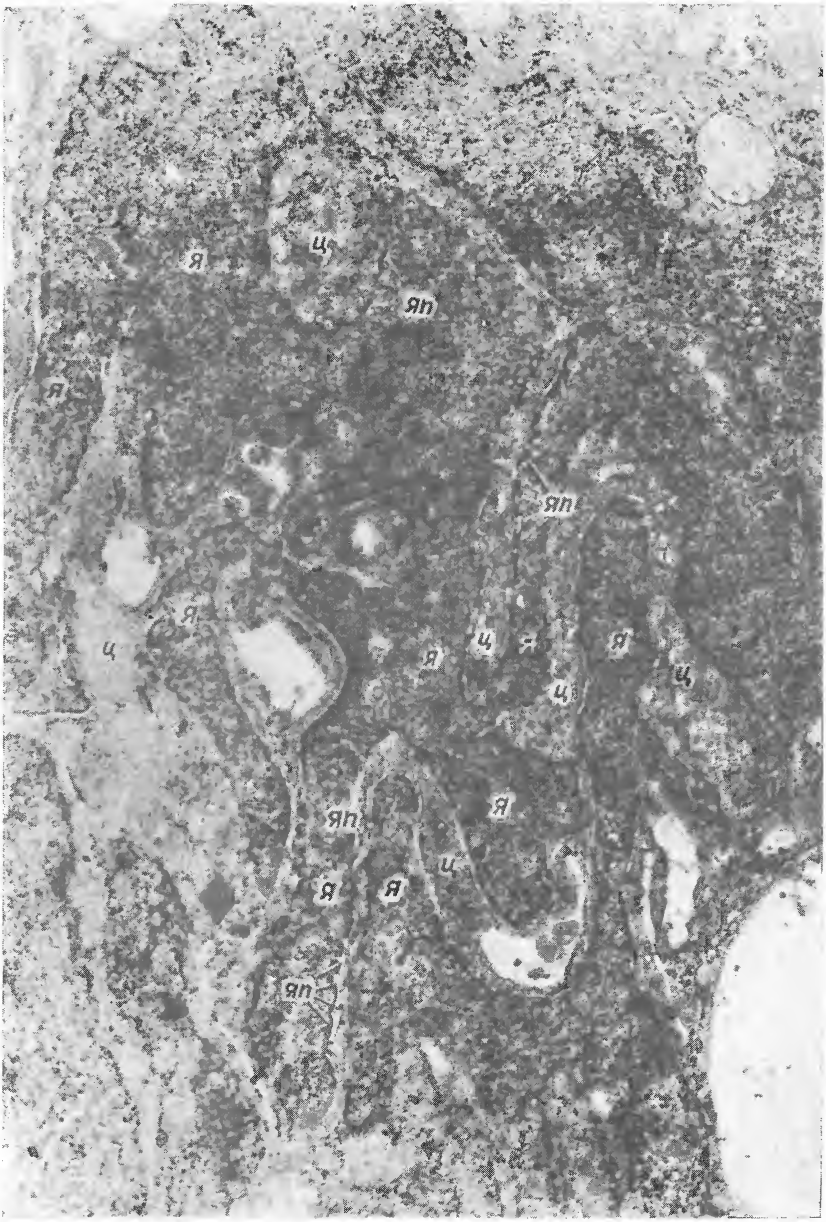


Табл. III. Ядро в клетке клубня высоковосприимчивого к фитофторозу сорта картофеля при внедрении в клетку гифы, X14 000.

ц — цитоплазма клетки растения, *я* — ядро, *яп* — ядерная пора.

К с. 774

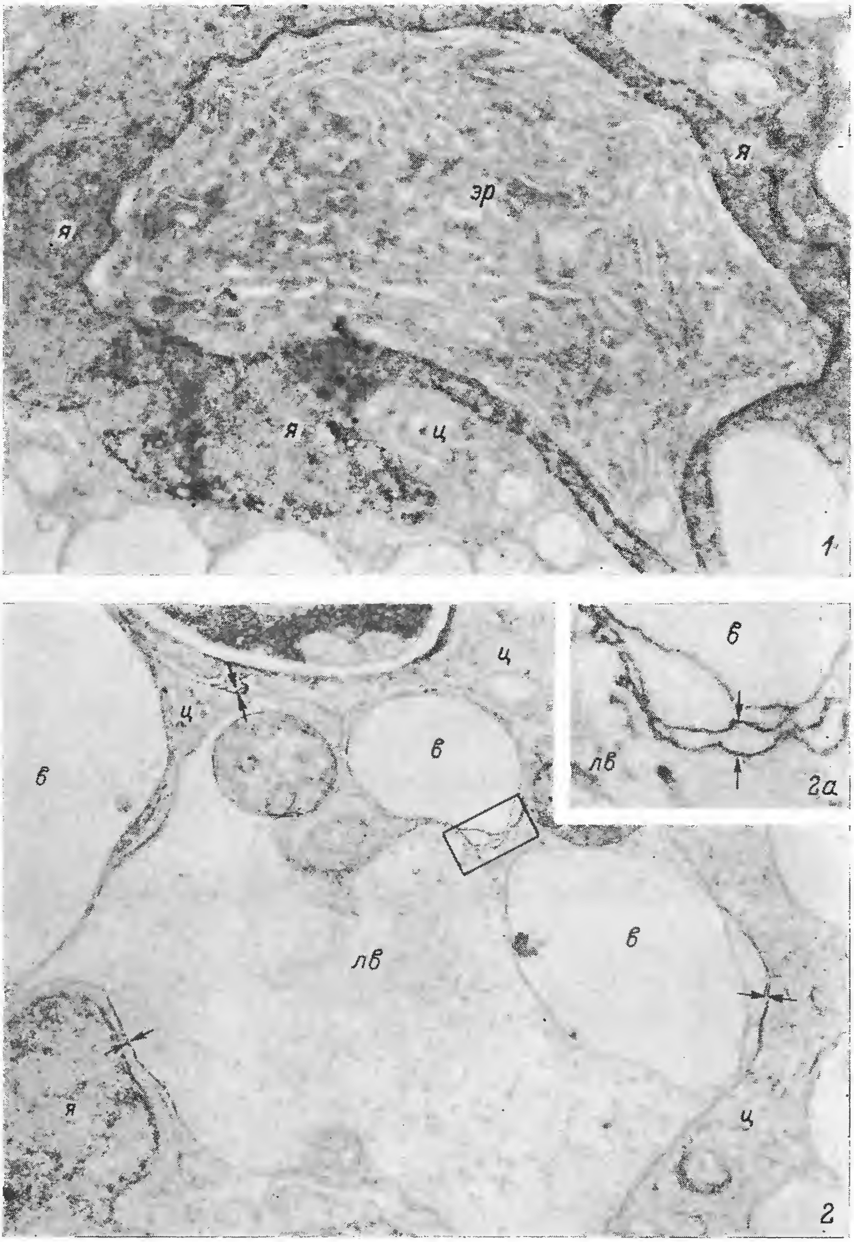


Табл. IV. Эндоплазматический ретикулум и ядро в клетке клубня высоковосприимчивого к фитофторозу сорта картофеля при заражении *Phytophthora infestans*, X15 000 (*1*); «ложная вакуоль» с двойной мембраной (*стрелки*) в клетке клубня высоковосприимчивого к фитофторозу сорта картофеля, X22 000 (*2*) и участок двойной мембраны (*стрелки*), окружающей ложную вакуоль, X93 000 (*2а*).

в — вакуоль, *лв* — «ложная вакуоль». Остальные обозначения те же, что и в табл. I и III.

CONTENTS

Kamelina O. P., Proskurina O. B. On the embryology of *Stegnosperma halimifolium* (*Stegnospermataceae*) distribution of the embryological features in *Caryophylales* 721

Vasilevich V. I. Classification of grey alder forests in the north-west of the Europaean part of the RSFSR 731

Petrovsky V. V. An outline of the Wrangel Island vegetation 742

Shalandina V. T. The impact of human economic activity upon the vegetational cover of the Tartar Republic 752

Perestenko L. P. On the life cycles in *Rhodophyta* 761

COMMUNICATIONS 771

Protsenko M. A. Ultrastructural and biosynthetic changes in *Solanum tuberosum* (*Solanaceae*) tuber cell wall during the invasion of *Phytophthora infestans*. (771). — **Khokhrjakov A. P.** Endemic flora of northern Okhotiya. (777). — **Chan Din Dai, Yakovlev G. P.** A conspectus of the species of the genus *Canarium* (*Burseraceae*) in the flora of Vietnam. (782). — **Vekhov N. V., Kuliyev A. N.** Higher aquatic plants from the western foothills of Northern Timan. (786). — **Kobanova G. I., Obuhova N. I.** The present state of phytoplankton in the predam part of Irkutsk reservoir. (791). — **Novruzov V. S., Onipchenko B. G.** A contribution to the lichen flora of the mountainous-meadow belt of the Teberda State reserve. (799). — **Shvidenko A. I.** The area of *Abies alba* (*Pinaceae*) in the south-west of the USSR. (802). — **Krichfalushi V. V., Sveshnikova L. I.** A comparative-karyological study of natural populations of *Narcissus angustifolius* (*Amaryllidaceae*) of the Ukrainian Karpathians. (806). — **Semikhatova O. A., Leina G. D., Yudina O. S., Ivanova T. I.** The effect of high temperature on dark gasexchange of leaves. (814). — **Belaya G. A.** Some characteristics of water relations in large herb stands from the Sakhalin Island. (824). — **Kuzmin Yu. I., Korelskaya V. M.** Natural formation of vegetation on technogenous deposits under conditions of Extreme North. (831).

NEW TAXA 836

Zuckerwanik T. I. A new species of the genus *Lagochilus* (*Lamiaceae*) from Middle Asia. (836). — **Kurbanov D. K.** A new species of the genus *Corydalis* (*Fumariaceae*) from Turkmenia. (837).

FLORISTIC FINDINGS 838

Vyschin I. B. New and rare species of vascular plants from Sikhote-Alin. (838). — **Starchenko V. M., Boyko E. V.** Materials to the flora and vegetation of the Upper Amur. (843). — **Golubev V. N., Sazonov A. V., Yena A. V.** A finding of *Cheilanthes pteridioides* (*Sinopteridaceae*) in the Crimea. (847). — **Ignatov M. S., Makarov V. V.** A supplement to the adventive flora of Moscow District. (849).

CHROMOSOME NUMBERS 855

Agapova N. D., Zemskova E. A. Chromosome numbers in some species of the genus *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) (855). — **Tscherneva O. V.** Chromosome numbers in the species of the genus *Cousinia* (*Asteraceae*) in the flora of the USSR. (856). — **Krasnikov A. A.** Chromosome numbers in the representatives of the family *Alliaceae* from Altai and the Tuva ASSR. (858).

OBITUARIES 860

Vasilchenko I. T. Evgeniy Grigorievich Bobrov (1902—1983). (860).

1 р. 90 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Камелина О. П., Проскурина О. Б. К эмбриологии *Stegnosperma halimifolium* (*Stegnospermataceae*). Распределение эмбриологических признаков в порядке *Caryophyllales* 721

Василевич В. И. Классификация сероольшатников северо-запада европейской части РСФСР 731

Петровский В. В. Очерк растительности острова Врангеля 742

Шаландина В. Т. Влияние хозяйственной деятельности человека на растительный покров Татарии 752

Перестенко Л. П. О жизненных циклах у *Rhodophyta* 761

СООБЩЕНИЯ 771

Проценко М. А. Изменение ультраструктуры и процесса биосинтеза стенки клетки клубня *Solanum tuberosum* (*Solanaceae*) при внедрении *Phytophthora infestans* (771). — **Хохряков А. П.** Эндемизм флоры северной Охотии. (777). — **Чан Динь Дай, Яковлев Г. П.** Конспект видов рода *Canarium* (*Burseraceae*) во флоре Вьетнама. (782). — **Вехов Н. В., Кулиев А. Н.** Высшие водные растения западных предгорий Северного Тимана. (786). — **Кобанова Г. И., Обухова Н. И.** Современное состояние фитопланктона предплотинной части Иркутского водохранилища. (791). — **Новрузов В. С., Онипченко В. Г.** К лихенофлоре горно-лугового пояса Тебердинского государственного заповедника. (799). — **Швиденко А. И.** Ареал *Abies alba* (*Pinaceae*) на юго-западе СССР. (802). — **Кричфалуший В. В., Свешникова Л. И.** Сравнительно-кариологическое исследование природных популяций *Narcissus angustifolius* (*Amaryllidaceae*) Украинских Карпат. (806). — **Семихатова О. А., Леина Г. Д. Юдина О. С., Иванова Т. И.** Реакция темнового газообмена листьев на высокую температуру. (814). — **Белая Г. А.** Некоторые показатели водного режима крупнотравья острова Сахалин. (824). — **Кузьмин Ю. И., Корельская В. М.** Естественное формирование растительности на техногенных наносах в условиях Крайнего Севера. (831).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 836

Цукерваник Т. И. Новый вид рода *Lagochilus* (*Lamiaceae*) из Средней Азии. (836). — **Курбанов Д. К.** Новый вид рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) из Туркмении. (837) . . .

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 838

Вышин И. Б. Новые и редкие виды сосудистых растений Сихотэ-Алиня. (838). — **Старченко В. М., Бойко Э. В.** Материалы к флоре и растительности верхнего Амура. (843). — **Голубев В. Н., Сазонов А. В., Ена А. В.** Находка *Cheilanthes pteridioides* (*Sinopteridaceae*) в Крыму. (847). — **Игнатов М. С., Макаров В. В.** Дополнение к адвентивной флоре Московской области. (849).

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 855

Агапова Н. Д., Земскова Е. А. Числа хромосом некоторых видов рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) (855). — **Чернева О. В.** Числа хромосом видов рода *Cousinia* (*Asteraceae*) флоры СССР. (856). — **Красников А. А.** Числа хромосом представителей семейства *Alliaceae* с Алтая и из Тувинской АССР. (858).

ПОТЕРИ НАУКИ 860

Васильченко И. Т. Евгений Григорьевич Бобров (1902—1983). (860).

Ботанический журнал, 1985, т. 70, 6, 721—864